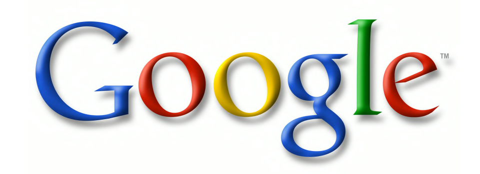
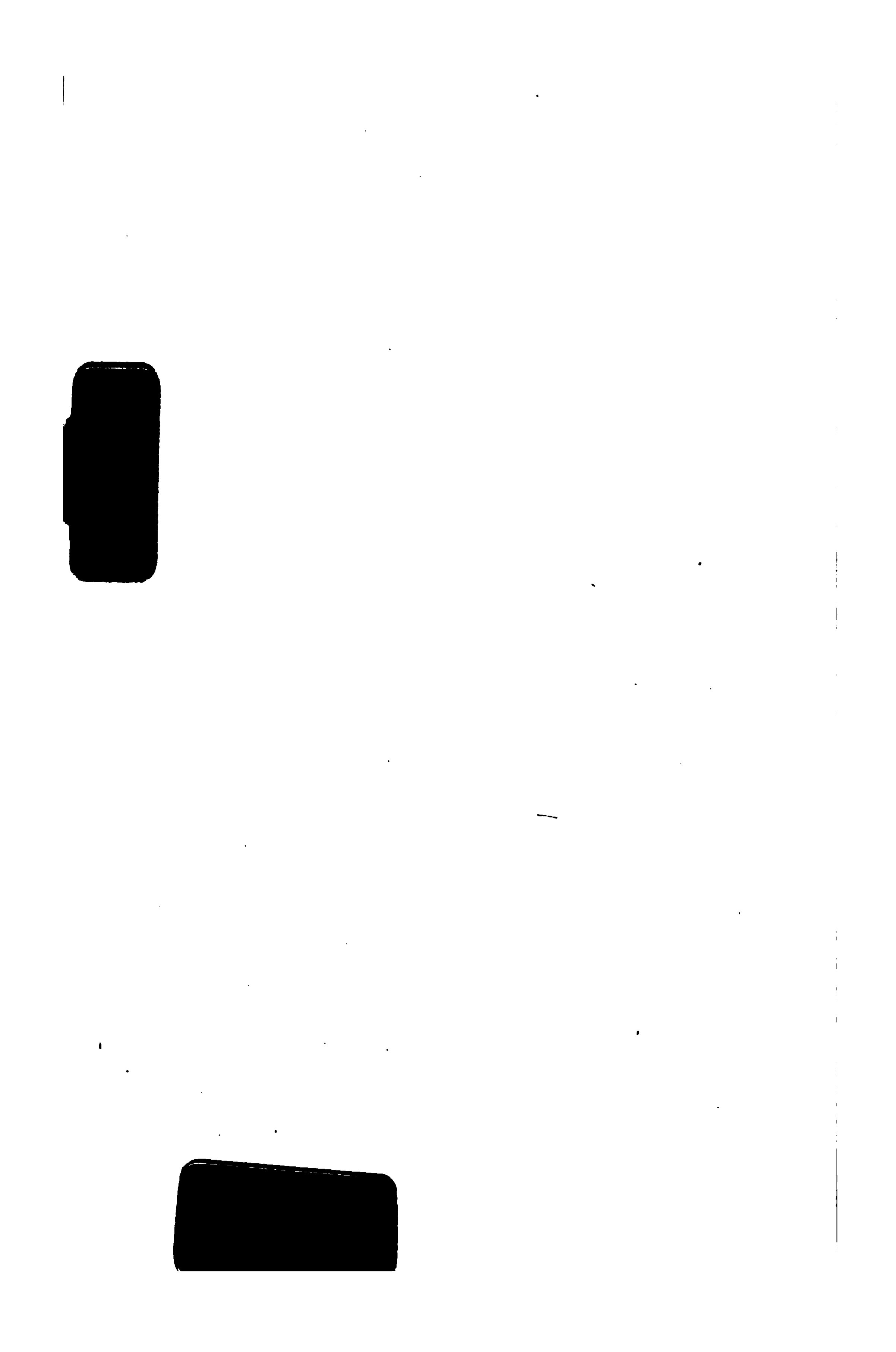



A 3 9015 00383 090 1
University of Michigan – BUHR





Jenaische Zeitschrift

für

Naturwissenschaft

herausgegeben

von der

[illegible]

[illegible]

Achtzehnter Band.

Neue Folge. Elfter Band.

Mit 2[illegible] Tafeln.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1885.

Inhalt.

Entwickelung und Aufgabe der Morphologie.

Von

Patrick Geddes

in Edinburgh.

Morphologie.

Die Wissenschaft der Morphologie hat sich nur langsam entwickelt, und in ihrem Fortschritt häufige Veränderungen der Richtung sowohl als auch Erweiterung des Gebietes erfahren; anstatt mit einer Definition zu beginnen und sogleich zu einer Auseinandersetzung ihres gegenwärtigen Zustandes zu schreiten, ist es nöthig, einen kurzen historischen Überblick ihrer Entwickelung zu geben. Obgleich dieser wegen des beschränkten Raumes nothwendig unvollständig ist, kann er doch dazu dienen, den gegenwärtigen Zustand dieser Wissenschaft verständlicher zu machen, und die Schätzung ihres Gebietes und ihrer Ziele zu erweitern.

§. 1. Historischer Überblick.

Wenn wir absehen von den schwankenden Ähnlichkeiten, wie solche in den populären Klassificationen der Pflanzen, nach ihrer Grösse, in Kräuter, Sträucher und Bäume, oder der Landthiere, nach ihrer Lebensweise, in laufende und kriechende Geschöpfe, ausgedrückt sind, beginnt die Geschichte der Morphologie mit Aristoteles, dessen Weite des Begriffes und Tiefe der Einsicht in die Biologie erst in der letzten Hälfte unseres Jahrhunderts recht gewürdigt worden sind. Von allen Naturforschern vor Darwin hat man ihm als Begründer der Physiologie und der Morphologie die vollständigste Vertrautheit mit der Natur beigemessen. Begründer der vergleichenden Anatomie und der Taxonomie, stellte er acht grosse Klassen auf (denen gewisse Unterabtheilungen beigefügt sind), nämlich: 1) Lebendig gebärende Vierfüssler, 2) Vögel,

3) Eier legende Vierfüssler und Apoda, 4) Fische, 5) Malakia, 6) Malakostraka, 7) Entoma, 8) Ostrakodermata; wobei er die ersten vier Gruppen als Enaima von den vier übrigen oder Anaima unterschied. In diesen zwei Abtheilungen erkennen wir, trotz des übermässigen Gewichtes, welches, besonders aus etymologischen Gründen (*εν-* und *αναιμος*, mit und ohne Blut), auf die physiologische Bedeutung ihrer Namen gelegt worden ist, die Vertebrata und Invertebrata Lamarcks. Die acht Gruppen sind identisch mit den Säugethieren, Vögeln, Reptilien, Fischen, Cephalopoden, Crustaceen, den übrigen Gliederthieren und Testaceen der heutigen Zoologie. Weit entfernt, Fledermäuse als Vögel, oder Cetaceen als Fische anzusehen (ein Fehler, welcher ihm oft vorgeworfen wird) erkannte er die wahre Verwandschaft beider, und stellte die Cetaceen als ein specielles *γενος* neben die lebendig gebärenden Vierfüssler, mehr wegen des Mangels der Beine, als nach ihrer Lebensweise im Wasser.

Seine Methode ist nicht nur inductiv, und seine Gruppen natürlich, d. h. gegründet auf die Zusammenfassung bekannter Merkmale, sondern er deutet solche Verallgemeinerungen, wie die der Correlation der Organe, und der Entwickelung aus einer allgemeineren zû einer speciellen Form, an, welche lange nachher von Cuvier und von Baer festgestellt wurden. Bei der Vergleichung, welche er zwischen den Schuppen der Fische und den Federn der Vögel, oder zwischen den Flossen der Fische und den Beinen der Vierfüssler anstellt, ist schon der Begriff der Homologie im Entstehen. Nach den Werken seines Schülers Nicolaos von Damascus, welcher die Blätter als unvollkommen entwickelte Früchte ansah, scheint Aristoteles auch die Idee von der Metamorphose der Pflanzen geahnt zu haben. Kurz, wir finden eine Kenntniss der Struktur und eine ziemliche Freiheit von den durch physiologische Ähnlichkeiten herbeigeführten Irrthümern, eine Freiheit, von welcher seine Nachfolger, wie Theophrastus und Plinius nur geringe Spuren zeigen, und welche die modernen Forscher nur langsam wieder erlangt haben. In der That finden wir wenig Bedeutendes bis zum dreizehnten Jahrhundert, wo das Erscheinen der Werke des Aristoteles einen neuen Anstoss zum Studium der organischen Natur gab.

Von den Werken dieser Periode ist das von Albertus Magnus das bei weitem wichtigste, doch sind alle nur erneuerte Palimpseste des Aristoteles, welche das Wiedererscheinen wissenschaftlicher Methode und wissenschaftlichen Erfolges unter der rein

theologischen und scholastischen Literatur der Zeit, und das Wiedererwachen des Interesses und der Sympathie für die Natur, welche so lange unter denselben Einflüssen verborgen gehalten worden waren, bezeichnen. Die ungewissen Untersuchungen der Ärzte und Apotheker, der Alchymisten und Hexen häuften inzwischen bedeutende Kenntnisse von Pflanzen an, die nach der Erfindung der Buchdruckerkunst gesammelt und erweitert wurden, sowohl in den beschreibenden und gut illustrirten Werken von Gesner und seinen Nachfolgern Fuchs, Lobel und anderen, als auch durch die Errichtung von botanischen Gärten und wissenschaftlichen Academien. Darauf erschien, wie Sachs es ausdrückt, „im schärfsten Gegensatz zu der naiven Empirie der deutschen Väter der Botanik, ihr Italienischer Zeitgenosse Caesalpin, als Denker der Pflanzenwelt.“ Beide machten systematische Anstrengungen: die Deutschen, indem sie unbestimmt natürliche Affinitäten in blossen Ähnlichkeiten der Beschaffenheit suchten; die Italiener, indem sie mit nicht geringem Erfolg eine verständige Basis der Klassification anstrebten.

Monographien von Pflanzen- und Thiergruppen erschienen häufig, von denen die von Belon über Vögel, und die Rondelets über Fische unter den frühesten sind. In der ersteren derselben (1555) finden wir eine Vergleichung der Skelette der Vögel und Menschen in gleicher Stellung, und so genau als möglich Knochen für Knochen, — eine Idee, welche trotz der gleichzeitigen von Vesalius eingeführten Renaissance der menschlichen Anatomie für Jahrhunderte verschwand und nicht gewürdigt wurde, ausser von dem Chirurg Ambroise Paré. Palissy, wie Leonardo vor ihm, erkannte die wahre Natur der Fossilien, und solche Blitze morphologischer Einsicht leuchteten von Zeit zu Zeit während des siebzehnten Jahrhunderts auf. So erkannte Joachim Jung „den Unterschied zwischen Wurzel und Stengel, zwischen Blättern und blattartigen Sprossen, und den Übergang von gewöhnlichen Blättern zu den folia floris“; und Harvey bahnte die Verallgemeinerungen der modernen Embryologie durch seine Untersuchungen über Entwickelung, und durch seine Theorie der Epigenesis an.

Die Encyclopädische Periode, von der Gesner der wichtigste Vertreter ist, setzte sich fort durch Aldrovandus, Jonston und andere im 17. Jahrhundert; aber mächtig unterstützt von der Baconischen Bewegung, welche damals alle wissenschaftlichen Geister gründlich beeinflusste, entwickelte sie sich schnell zu einer Periode von rein systematischer Richtung. Den bei weitem wich-

tigsten Antheil an diesem Fortschritt nahm John Ray, dessen classificirende Arbeiten sowohl für Pflanzen als Tiere von erstaunlichem Erfolg begleitet waren. Er zuerst verbannte definitiv die fabelhaften Ungeheuer und Wunder, von denen die Encyclopädisten gläubig die Tradition aus den mittelalterlichen Zeiten überliefert hatten; und wie sein Vorgänger Morison klassificirte er in wirklich modernem Geiste nach anatomischen Merkmalen. Besonders bei den Pflanzen unterschied er viele natürliche Gruppen, für welche seine eigenen Ausdrücke zum Theil noch leben, z. B. Dicotyledones und Monocotyledones, Umbelliferae und Leguminosae. Als wahrer Vorläufer Linnés brachte er den Begriff der Species in die Naturgeschichte, der nachher so streng werden sollte, und reformirte die Aufstellung der Definitionen und die Terminologie. Von den vielen Werken, welche auf Rays systematische und monographische Arbeiten folgten, obgleich oft von grosser Bedeutung wie die von Tournefort und Rivinus, Réaumur und Klein, kann doch keine genannt werden, bis wir zu denen ihres grossen Nachfolgers Linné kommen. Seine ausserordentliche Gewalt in logischer Methode und unvergleichlicher Klarheit des Denkens und des Ausdrückens befähigte ihn, alle Werke seiner Vorgänger zu reformiren und zu einem festen und bestimmten „Systema Naturae“ zu reorganisiren. Er, das wirkliche Genie der Ordnung, schuf die moderne Taxonomie, nicht nur durch die Einführung der binomischen Nomenclatur und die Erneuerung der beschreibenden Terminologie und Methode, sondern auch durch die Unterordnung der „Species“, welche von nun an klar definirt ward, unter die auf einander folgenden höheren Kategorien des Genus, der Ordnung und der Klasse, indem er so die analytischen und synthetischen Tendenzen seiner Vorgänger vereinigte. Obgleich die Eintheilung der Pflanzen nach der Zahl ihrer wesentlichen Organe (welche nicht nur das Studium der Botanik, sondern auch die Kenntniss der Flora des Erdballes überaus förderte, und wodurch er populär wurde) höchst künstlich ist, so muss doch daran erinnert werden, dass diese Künstlichkeit in allen Classificationen mehr oder minder zu finden ist, und dass Linné nicht nur ihren vorläufigen Character klar erkannte, sondern auch die schon vorhandenen Grundsteine des natürlichen Systemes sammelte, mit welchen Jussieu bald nachher zu arbeiten begann.

Auch seine Classification der Thiere war meist natürlich, und obgleich er im ganzen unglücklicherweise seine Autorität anwandte, um „jene traurige philosophische und wissenschaftliche

Verwirrung" aufrecht zu erhalten, welche die letzten Encyclopädisten der Gesnerschen Schule von den Alchymisten geerbt hatten, nämlich den Begriff der drei Naturreiche, so bemerkte er wenigstens eine Zeit lang die wesentliche und fundamentale Einheit der Thiere und Pflanzen, und vereinigte sie im Gegensatz zu der nicht lebenden Welt als „Organisata." Einige Kritiken — oft wiederholt und völlig begründet — müssen in Erinnerung gebracht werden, nämlich, dass Linné noch weit mehr ein scholastischer Naturalist als ein moderner Forscher war; dass seine Werke wenig mehr repräsentiren als die völlige Vollendung der alten Epoche, und in den Händen fanatischer Nachfolger oft dazu dienten, den Anfang einer neueren zu verzögern, und dass seine übertriebene systematische und beschreibende Genauigkeit, verbunden mit relativer Nachlässigkeit gegen fundamentale Kennzeichen, eine bis auf unsere Zeit andauernde Tendenz schuf, zufrieden zu bleiben mit blosser Methode und Nomenclatur, anstatt eine vollständige morphologische Kenntniss zu erstreben.

Während das künstliche System auf der Höhe seines Ruhmes und seiner Nützlichkeit stand, ordnete Bernard de Jussieu seinen Garten nach den Principien des fragmentarischen natürlichen Systemes Linnés. Seine Ideen wurden ausgearbeitet von seinem Neffen und Nachfolger Antoine de Jussieu, der zum ersten Mal Diagnosen natürlicher Ordnungen veröffentlichte, wodurch er dem System seinen modernen Character gab. Seine fernere Ausarbeitung und endliche Vollendung verdankt man hauptsächlich den Arbeiten von Pyramus de Candolle und Robert Brown. Der erstere richtete sein eigenes langes Leben und das seines Sohnes auf die Aufstellung eines neuen „Systema naturae", des colossalen „Prodromus systematis naturalis" (20 Bände 1818—1873), in welchem 80 000 Species beschrieben und geordnet sind. Browns scharfer Geist setzte ihn in den Stand, solche Complicationen der Struktur zu enthüllen wie die Blüthen der Coniferen und Cycadeen, Orchideen und Proteaceen, wodurch er die Möglichkeit zeigte, die systematische Stellung selbst der höchst modificirten Typen der Flora zu bestimmen. Beide waren so nicht bloss Systematiker, sondern echte Morphologen der modernen Schule: De Candolle, indem er die Theorie der Symmetrie der Pflanzen auf Grund seiner vergleichenden Anatomie aufstellte, und mit grösserem Erfolg als bisher zwischen fundamentaler Einheit der Struktur und blosser oberflächlicher Ähnlichkeit der physiologischen Anpassung unterschied; Robert Brown (Humboldts „facile princeps Botanicorum"),

indem er dieselben Ideen mit noch schärferer Einsicht ausführte und indem er viele denkwürdige anatomische Untersuchungen machte, so z. B. über die Struktur des Eichens und des Samens. Durch seine Darlegung der Verwandtschaften der Gymnospermen kam er in der That den Entdeckungen Hofmeisters beinahe zuvor, welcher unter Browns modernen Nachfolgern durch seine Erklärung des tiefen kryptogamischen Geheimnisses der phanerogamischen Reproduktion hervorragt.

Mit den Arbeiten des Bernard und Antoine de Jussieu begann auch ein bedeutender paralleler Fortschritt in der Zoologie, in so fern ein Werk über die Klassification der Säugethiere, welches Cuvier, Geoffroy und St. Hilaire bald nach Beginn ihrer wissenschaftlichen Laufbahn lieferten, seinen herrschenden Impuls von der „Genera" des Antoine erhielt. Cuvier war nicht nur ein exakter Beobachter und unermüdlich in monographischen Arbeiten, sondern auch — wie bekannt — der grösste vergleichende Anatom aller Zeiten. Seine Werke entsprechen in der Zoologie denen der ganzen botanischen Periode von Jussieu bis Brown, und fassen die Resultate aller Fortschritte zusammen. Obgleich ihm in mancher Hinsicht Haller und Hunter, welche (allerdings hauptsächlich zu physiologischen Zwecken) dieselben Theile in verschiedenen Organismen vergleichen, und noch entschiedener Vicq d'Azyr (der einzige wirkliche Anatom des 18. Jahrhunderts) vorausgehen, so eröffnet er dennoch das Zeitalter anatomischer Untersuchung, verbunden mit exacter Vergleichung und klarer Verallgemeinerung. Das „Règne animal" und die Theorie der Typen (Vertebrata, Mollusca, Articulata, Radiata) sind die Resultate dieser Vereinigung der Analysis und Synthesis. Obgleich Cuvier selbst, erbittert durch die Verirrungen der Naturphilosophie, allein die Wichtigkeit des eingehenden Empirismus behauptete, richtete er doch die Taxonomie auf einer neuen Basis wieder auf, sodass das System nicht länger ein Gegenstand oberflächlicher Beschreibung und Nomenclatur blieb, sondern zu einer vollständigen Darstellung der Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten der Struktur sich gestaltete. So wurde Cuvier mehr noch als Linné der Gründer einer grossen Schule, deren Namen und Arbeiten unvergänglich sind. In Deutschland haben Bojanus, Meckel, von Siebold und der berühmte Johannes Müller mit seinen vielen noch lebenden Schülern sein Werk würdig fortgesetzt. In Frankreich sind eine Reihe berühmter Anatomen, namentlich De Quatrefages, Milne Edwards und Lacaze-

Duthiers seine geistigen Erben, während er in England namentlich durch Owen vertreten ist.

Der von Bichat gegebene Anstoss auf dem Gebiete der Histologie soll später erörtert werden; das Entstehen der Embryologie jedoch mag hier kurz erwähnt werden, da durch sie die empfindlichste Lücke im Lehrgebäude Cuviers ausgefüllt wurde. Hier war es besonders C. E. von Baer, welcher die Typen Cuviers unabhängig auf Grundlage der Entwickelungs-Geschichte feststellte, und so zum ersten Male die Embryologie als den Prüfstein anatomischer Classification verwandte; dann aber auch, indem er sein berühmtes Gesetz der Differenzirung von einer allgemeinen zu einer speciellen Form aufstellte.

Wir wollen jetzt zu Linné zurückkehren, dessen mehr speculative Schriften, obgleich durch phantastische Hypothesen verwirrt, den Begriff der Metamorphose der Blüthe enthalten („Principium florum et foliorum idem est" etc.). Um dieselbe Zeit und ganz unabhängig stellte der berühmte Embryologe C. F. Wolff dieselbe Theorie mit grösserer Klarheit auf, indem er zum ersten Mal die Pflanze auf eine Anhängsel tragende Axe zurückführte und andeutete, dass die vegetativen Blätter zu Knospenblättchen oder zu Blüthentheilen durch Verminderung der vegetativen Kraft umgewandelt werden. Dreissig Jahre später wurde dieselbe Ansicht nochmals unabhängig von Goethe in seiner jetzt wohlbekannten Schrift (Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha 1790) entwickelt. In dieser vorzüglichen Arbeit wird die Lehre von der ursprünglichen Einheit der Blüten und Blättertheile deutlich behauptet und unterstützt durch Beweisgründe aus der Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Teratologie. Alle Organe einer Pflanze sind so Modificationen eines fundamentalen Organes, nämlich des Blattes, und alle Pflanzen müssen in derselben Weise als Modificationen eines ursprünglichen Typus, der Urpflanze angesehen werden.

Auf den Streit über den Werth und die Wichtigkeit dieses Versuches, und auf Goethes morphologische Werke im allgemeinen kann hier kaum eingegangen werden. Dass Goethe, und zwar klarer als irgend einer seiner Vorgänger oder Zeitgenossen die fundamentale Idee aller Morphologie, nämlich die Einheit, welche den mannigfachen Varietäten organischer Formen zu Grunde liegt, erkannte und behauptete, und dass er diese Idee zur Erklärung der wichtigsten, complicirtesten und verschiedensten thierischen und pflanzlichen Strukturen systematisch verwandte, ist unstreitig.

Die Schwierigkeiten entstehen, wenn wir die Wichtigkeit seiner Werke in der Kette des Fortschrittes zu würdigen versuchen, und wenn wir fragen, ob, wie einige Historiker meinen, seine „Urpflanze“ nur ein ideales Urbild sei, das als Frucht die unzähligen metaphysischen Abstractionen der Naturphilosophie hervorbrachte, und seine Landsleute zu ihrem Schaden in alle die Übertreibungen dieses Systemes führte; oder ob, wie Haeckel behauptet, sie eine concrete Stammform darstellt, mit welcher er die Ansicht der modernen „Evolutionisten“ ahnte.

Es ist unzweifelhaft, dass ihm Schelling viel verdankte in Bezug auf den Grund, auf welchem er sein philosophisches System errichtete, und dass er im grossen und ganzen dieselben Ideen theilte. Aber es muss daran erinnert werden, dass Goethe noch 40 Jahre nach der Veröffentlichung dieses Aufsatzes lebte und schuf, dass er vertraut mit der ganzen wissenschaftlichen Bewegung und den Entwickelungs-Theorien von Geoffroy St. Hilaire aufs wärmste zugethan war. Deshalb darf es uns nicht wundern, dass seine Schriften alle diese Interpretationen zulassen. Aber auch seine anderen morphologischen Arbeiten dürfen nicht vergessen werden. Unabhängig von Vicq d'Azyr entdeckte er den menschlichen Zwischenkiefer; unabhängig von Oken behauptete er die Wirbeltheorie des Schädels, und lange vor Savigny erkannte er, dass die Kiefer der Insecten die Gliedmassen des Kopfes sind.

Im Jahre 1813 gab A. P. de Candolle seine „Théorie élementaire de Botanique“, die er zu seiner klassischen „Organographie végétale“ (1827) entwickelte, heraus. Obgleich er zuerst mit Goethes Schrift nicht bekannt war und die Homologie der Blätter- und Blüthentheile nicht deutlich einsah, stellte er seine Symmetrietheorie auf, welche alle Blüthen auf „symmetrische“ Gruppen von Anhängseln einer Axe zurückführt, und ihre verschiedenen Formen durch Cohäsion und Adhäsion, durch zurückgehaltene oder übermässige Entwickelung erklärte. Der nächste grosse Fortschritt war die Untersuchung von Schimper und Braun über Phyllotaxis — die spirale Stellung der Blätter- und Blüthentheile — deren wesentliche Einheit dadurch klarer festgestellt wurde.

Der Ausdruck „Morphologie“ wurde zuerst eingeführt von Goethe im Jahre 1817; in einem späteren Aufsatz (Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie) verwendete er ihn, um die Lehre der Einheit des Typus in verschiedenen organischen Formen zu bezeichnen. Hierfür war von Linné und früher von Goethe selbst der Ausdruck „Metamorphose“ verwendet; dieser

ist aber unzulässig, weil er eine Verwechselung mit den Metamorphosen der Insecten in sich schliesst. Der Name wurde in der Botanik nicht eher gebräuchlich, bis er geläufig wurde durch Auguste St. Hilaire, in seiner vortrefflichen Morphologie végétale (1841); und in der Zoologie, bis De Blainville (welcher auch zuerst den Ausdruck „Typus" anwendete) die äusseren Formen der Thiere unter dem Namen „Morphologie" behandelte. —

Obgleich die Naturphilosophie Schellings und ihre zahllosen Modificationen durch seine Nachfolger, ihre mystischen Theorien von Polarisation und dergleichen, ihr Apparat von Voraussetzung und Abstraction, von Hypothese und Metapher, nicht hier behandelt werden können, so dürfen wir doch ihr zweifelloses Verdienst nicht vergessen, das sie nicht nur unzählige Geister zu dem eifrigen Studium der Naturwissenschaft reizten, sondern auch durch ihre unaufhörliche Behauptung der Einheit der Natur, und durch ihre freie Benutzung der Platonischen Urbilder, einen gewaltigen Anstoss zur Wissenschaft der vergleichenden Anatomie gaben, sowie den Anspruch philosophischer Synthese gegen blos analytischen Empirismus energisch vertheidigten. Unter den zahlreichen Anhängern dieser Schule finden wir verschiedene Typen, theologische, metaphysische, mystische, poetische und wissenschaftliche; aber ihr wichtigster Vertreter ist Lorenz Oken, welcher in sich zugleich die besten und die schlechtesten Eigenschaften dieser Schule vereinigte und unter dessen unzähligen pseudomorphologischen Träumen bisweilen Andeutungen grösster Fruchtbarkeit vorkommen, wie z. B. die selbstständige Behauptung der Wirbeltheorie des Schädels, der Infusorien (Zellen) etc.

Obgleich Lamarck an dieser Bewegung Theil hatte, so verdient sein grosses Werk, indem es mehr aetiologisch als morphologisch ist, hier doch kaum besprochen zu werden. Der bei weitem berühmteste Anatom der transcendentalen Schule ist Geoffroy St. Hilaire. Da er verhältnissmässig frei war von den Uebertreibungen Oken's, und eine tiefe morphologische Einsicht, kaum geringer als die Goethe's, mit grösserer Kenntniss der Thatsachen, und viel weiterem Einfluss und Ruhm in der wissenschaftlichen Welt in sich vereinigte, hatte er einen bedeutend grösseren Einfluss auf den Fortschritt der Wissenschaft. Er beschäftigte sich zuerst, wie Cuvier, mit anatomischen Einzelheiten, aber von der Ansicht Buffon's, der Einheit des Organisationsplanes und von den Entwickelungstheorien Lamarck's stark beeinflusst, wendete er sich zu einer neuen Richtung und kam wieder zu der Idee der seria-

len Homologie, deren unabhängigen Ursprung wir schon so oft erwähnt haben. Sein grösstes Werk, die Philosophie Anatomique (1818—1823) enthält seine wichtigsten Doctrinen. Diese sind 1) Die Theorie der Einheit der organischen Formbildung (mit der von Goethe identisch), 2) die Lehre der Analoga, nach welcher dieselben Theile, nur in Form und Entwickelungsstufe differirend, bei allen Thieren vorkommen sollen; 3) das „principe des connexions", nach welchem ähnliche Theile überall in ähnlichen relativen Stellungen vorkommen, und 4) das „principe du balancement des organes", auf welches er das studium der Teratologie begründete und nach dem die hohe Entwickelung eines Organes mit der Verminderung eines anderen zusammenhängt. Der Fortschritt in der morphologischen Theorie ist hier leicht zu erkennen. Unglücklicherweise jedoch gerieth er, indem er oft trügerischen Homologien zu eifrig folgte, in den Transcendentalismus der Naturphilosophie, und scheint die Typentheorie Cuvier's und die Entdeckungen Baer's gar nicht gewürdigt zu haben. Ernstlich vertheidigte er Buffon's und Bonnet's vorausgehende Ansicht von der Einheit des Bauplanes in der Natur, und der Streit erreichte seine Höhe im Jahre 1830, als er die Einheit der Struktur bei den Cephalopoden und Wirbelthieren gegen Cuvier vor der Académie des Sciences behauptete. — Hinsichtlich der Thatsache war Geoffroy natürlich ganz widerlegt. Die Typen-Theorie wurde von nun an völlig angenommen, und die Naturphilosophie erhielt ihren Todesstoss, während eine „zweite empirische Periode" exakter anatomischer und embryologischer Untersuchungen sie für immer zu ersetzen schien. So war die allgemeine Ansicht, nur einige, wie der alte Goethe (dessen letzte literarische Arbeit eine meisterhafte Kritik des Streites war) erkannten, dass die ganz umgekehrte Anschauung die tiefere und die wesentlichere war, dass eine wirkliche „wissenschaftliche Revolution" im Anzug war, und dass die Herrschaft homologischer und synthetischer Studien über beschreibende und analytische hinfort gesichert war. Der unversöhnliche Streit zwischen den zwei Anführern führte nothwendigerweise zu einer Vereinigung ihrer Nachfolger. Theorien vergleichender Anatomie wurden von jetzt an einer strengen anatomischen und embryologischen Prüfung unterworfen, während Anatomie und Embryologie ein homologes Ziel zu verfolgen anfingen. Diese Vereinigung der festen Thatsache und der strengen Methode Cuvier's mit dem verallgemeinernden Geist und philosophischen Ziel Geoffroys finden ein schönes Beispiel in den Werken Owen's;

kurz, die sogenannte Cuviersche Schule ist in Wirklichkeit von da an auch die des Geoffroy.

Die fernere Entwickelung des Begriffes der Homologie wird hier später erläutert werden, aber die Ausdehnung und Schnelligkeit des späteren Fortschrittes der Erkenntniss der pflanzlichen und thierischen Struktur macht einen historischen Ueberblick bis zum Erscheinen des „Origin of Species" (1859) unmöglich. Kein fernerer qualitativer Fortschritt war jedoch möglich, weil, wie Sachs am besten gezeigt hat, die Morphologie nothwendiger Weise unter dem Linnéschen Dogma der Constanz der Arten, dieselben zwei unvereinbaren und unversöhnlichen Gedanken-Richtungen enthielt, die wir in Caesalpinus und den früheren deutschen Botanikern erkannten; nämlich auf einer Seite den Mangel einer strengen, wissenschaftlichen Klassification und auf der anderen die unbestimmte Empfindung einer natürlichen Verwandtschaft. In der That, eine strenge Klassification von Formen, die als constant angenommen werden, schliesst jede natürliche Verwandtschaft aus. Die Typen-Theorie, die Theorie der Einheit des organischen Bauplanes und desgleichen, sind in der That auf zweierlei Weise erklärbar; sie können entweder als Ausdrücke eines schöpferischen Planes, oder als reine platonische und archetypische Ideen angesehen werden. Beide Ansichten sind je nach dem durch theologische und metaphysische Gründe haltbar, aber es kann nicht geleugnet werden, dass von dieser Einheit des Typus keine wissenschaftliche Erklärung (d. h. in Bezug auf die Phänomene der natürlichen Welt) existirt oder vielmehr existiren kann. Die nothwendige Erklärung wurde von Darwin gegeben. Die Urpflanze von Goethe, die Typen von Cuvier und dergleichen wurden mit einem Male verständlich als schematische Darstellungen ursprünglicher Organismen, welche in verschiedenen und verändernden Umgebungen in die grosse Menge existirender Formen differencirt worden sind. Alle die Räthsel der Struktur wurden gelöst, „charakteristische" und „abweichende", „fortschreitende" und „rückgebildete", „synthetische" und „isolirte", „dauernde" und „prophetische" Typen verwirren nicht mehr das Verständniss. Die Phänomene der individuellen Entwickelung werden durch die Stammesgeschichte erklärt; die Entwickelungs-Geschichte zerfällt in Ontogenie und Phylogenie, indem die letztere in nähere Beziehung zur Palaeontologie tritt; die Klassification strebt nach der Reconstruktion des Stammbaumes. Alle diese Ergebnisse wurden deutlich entwickelt in dem bedeutendsten Werk dieser neuen Periode, der

„Generellen Morphologie“ von Haeckel (1866); und die werthvollen gleichzeitigen „Principles of Biology“ von Herbert Spencer lenkten besondere Aufmerksamkeit auf das Verhältniss der Morphologie zur Physiologie. Der gegenwärtige Zustand dieser Wissenschaft ist leicht zu verstehen, wenn wir bedenken, dass die Naturforscher, gleich den Organismen, welche sie untersuchen, jedem Entwickelungsstadium entsprechen. In jeder Zeitschrift oder Reihe von Monographien ist eine Arbeit auf der Linné'schen Stufe, eine andere auf der Cuvier'schen, eine dritte auf der Geoffroy'schen, eine vierte auf der Darwin'schen, und unter diesen kommen zahlreiche „Zwischentypen“ vor. Eine unüberlegte und übermässige Arbeitstheilung, wegen unvollkommener allgemeiner Erkenntniss und Unaufmerksamkeit auf diese und jene Principieu, schliesst stets einen grossen Verlust von Leben und Arbeit ein. Mit dieser intellectuellen Anarchie hängt natürlich eine materielle Anarchie zusammen. Museen z. B. repräsentiren gewöhnlich die Ueberbleibsel der früheren Perioden der wissenschaftlichen Kultur. Im ganzen jedoch, und besonders unter den Zoologen, streben die Untersuchungen mehr und mehr die Ideale der „Generellen Morphologie“ völlig zu realisiren; eine Periode vereinter Arbeit der Morphologen und der Physiologen beginnt[1]).

§. 2. Resultate.

Obgleich das vorangehende nur ein schwacher Umriss der Entstehung und des Fortschrittes der Morphologie ist, so kann dennoch keine dementsprechende Skizze ihrer Resultate hier erwartet werden. Eine Beschreibung der geläuterten Anwendungen der Lehre der Metamorphose der Pflanzen, eine Untersuchung über die Morphologie der Kryptogamen, oder ein Bericht über so schöne Homologien, wie die der Arthropoden, oder der Echinodermen sind unmöglich; noch weniger können wir die bedeutenden Vereinfachungen des äusserst complicirten Problems der Struktur der Vertebraten erörtern durch die neuen Theorien des Schädels von Gegenbaur und Parker, oder durch solche geistreiche Entdeckungen wie die der Segmentalorgane, oder der Entstehung und Homologien der spinalen und cerebralen Nerven. Ueber diese organologischen Begriffe muss der Leser die Werke von Huxley, Ge-

---

[1]) Für Bibliographie vide Carus, Geschichte der Zoologie; Sachs, Geschichte d. Botanik; Cuvier, Hist. d. Sci; Ds. G. St. Hilaire, Hist. Nat. Gén.; Masters in Med.-Chir. Review 1858 etc.

genbaur, Haeckel, Balfour, Parker, Naegeli, Eichler, Asa Gray und anderen zu Rathe ziehen, und mit Hilfe der verschiedenen Jahresberichte die laufende wissenschaftliche Literatur studiren.

In solchen Werken muss man auch die unzähligen Versuche über taxonomische Synthese suchen, welche der organologische Fortschritt immer erregt. Embryologische Verallgemeinerungen, wie die Haeckel'sche Gastraea-Theorie, Lankester's wetteifernde Planulatheorie, oder die geistvolle Coelomtheorie von Hertwig sind neuerdings gründlich in Balfour's Embryologie critisirt worden. Dieser Artikel wird sich beschränken einige Hauptprobleme kurz zu erörtern, indem wir von der Zellenlehre und dem Problem organischer Individualität ausgehen, welche besondere Bedeutung sowohl in sich als auch als illustrirende Beispiele besitzen, und welche in neuester Zeit nicht kurz zusammengefasst worden sind.

§. 3. Histologie. Zellen-Lehre.

Obgleich die Anwendung des einfachen Mikroscopes auf die Untersuchung der feineren Anatomie der Pflanzen und Thiere von dem Ende des siebzehnten Jahrhunderts ausgegangen war, so leitet doch die moderne Histologie ihre wirkliche Entstehung erst von Bichats „Anatomie Générale“ (1801) ab, welche den Organismus in eine Reihe von einfachen Geweben mit bestimmter Struktur zerlegt. Dieser neue Anstoss und die fortschreitende Verbesserung der optischen Hilfsmittel führten zu zahlreichen energischen Untersuchungen, und „Fibrae“ und „Globuli“, „Laminae“ und „Nuclei“ wurden beschrieben, und sogar „Zellen“ von Mirbel im Jahre 1806. Im Jahre 1835 entdeckte Johannes Müller Zellen im Notochord gleich denen der Pflanzen. Die Zellen und Zellkerne der Epidermis und anderer thierischen Gewebe wurden bald nachgewiesen, und der Kern in Pflanzenzellen von Robert Brown entdeckt. Im Jahre 1838 führte Schleiden alle pflanzlichen Gewebe auf die zellige Struktur zurück, und entdeckte, dass der Keim eine einzelne, kernhaltige Zelle ist; und im Jahre 1839 dehnte Schwann kühn diesen Begriff der pflanzlichen Struktur und Entwickelung auf die Thierwelt aus, und stellte so die „Zellentheorie“ fest.

Schwann verstand unter der Zelle wesentlich ein Bläschen mit einem Kern und flüssigen Inhalt, welches in einer intracellularen Substanz entstand; aber diese Ansicht wurde bald aufgegeben.

Dujardin hatte entdeckt, dass die Körper der Foraminiferen

aus kleberiger, granuloser, contractiler „Sarcode“ bestanden, und unabhängig von ihm hatte von Mohl auf gleiche Weise den Inhalt der Pflanzenzelle als Protoplasma beschrieben. Dieses wurde von Max Schultze 1861 mit der Sarcode Dujardin's identificirt, und er bewies, dass diese lebende Substanz, im Gegensatz zu der Membran, der wesentliche Bestandtheil der Zelle sei; fortan ist der neuere Name Protoplasma geblieben, und Schultze's verbesserte Definition der Zelle als eine einzige kernhaltige Protoplasmamasse wurde allgemein angenommen. Schon im Jahre 1824 hatten Prevost und Dumas „die Segmentations-Theile“ des Eies entdeckt, und diese wurden natürlich sogleich nach der Veröffentlichung des Schwannschen Werkes mit Zellen identificirt. Im Jahre 1846 bewies Kölliker, dass alle Gewebe aus diesen Segmentationsmassen entstehen, und dass die Vermehrung der Thier- und Pflanzenzellen durch eine Fortsetzung desselben Processes stattfindet, nämlich durch die Quertheilung, welche schon bei Protozoen beobachtet worden war.

Nachdem diese Thatsachen festgestellt waren, wurden für eine Zeit lang die Beobachtungen der Histologen von der Struktur der Zelle selbst abgewendet, und auf die Art und Weise ihrer Entstehung und ferneren Differencirung und Aggregation in Gewebe und Organe concentrirt.

Die microscopische Struktur und Histogenesis der Pflanzen und wenigstens der höheren Thiere sind mit immer grösserer und fortschreitender Genauigkeit erforscht worden. Pflanzliche und thierische Gewebe werden einfach classificirt sowohl nach ihren ausgewachsenen Formen als auch nach den Keimschichten, aus denen sie entstanden sind. Diese Untersuchungen der pflanzlichen und thierischen Struktur, abgesehen von den speciellen Verallgemeinerungen des Botanikers und des Zoologen, haben viele Ergebnisse für die allgemeine Histologie geliefert. Die Verbesserung der Technik hat in den letzten Jahren viel für den Fortschritt in der Wissenschaft beigetragen. Man ist von dem Studium des Zellen-Aggregates zu dem der Zelle selbst zurückgekehrt, und die Lehre von Zellstruktur darf wieder als die Hauptfrage der Histologie hingestellt werden. Der Process der Quertheilung wird neuerdings viel erläutert. Eine Beschreibung der Einzelheiten ist an dieser Stelle nicht gut möglich. Das Ergebniss aber lässt eine weitgehende Uebereinstimmung festzustellen selbst in Fällen die so verschiedenartig sind als die Pollenkörner in einer Blüthenknospe, die Epidermis einer Kaulquappe, oder die Zellen einer Geschwulst

— ein Ergebniss, welches die morphologische Vollständigkeit der Zellentheorie ungemein erhöht. Andere Processe der Zellenvermehrung sind auch nicht ohne morphologisches Interesse. Die Knospung, wie sie von der Bier-Hefe bekannt ist, kommt auch in anderen niederen einfachen Organismen vor, und darf wahrscheinlich mit der Formation der polaren Bläschen im Thier-Ei identificirt werden, als eine Modification von Quertheilung. Schleiden glaubte dass alle neuen Zellen innerhalb anderer Zellen entstehen, und dieser Process, welcher „Freie Zell-Bildung" genannt wird, kann wirklich in mehreren pflanzlichen und thierischen Geweben beobachtet werden. Das Protoplasma sammelt sich um neue Zellkerne herum, und die neuen Zellen entstehen in der That fast wie Schwann seinerseits angenommen hatte. Es ist jedoch bewiesen worden, dass diese Nuclei aus der Theilung des ursprünglichen Nucleus entstehen, so dass dieser Process auch blos als eine Modification der allgemeinen Quertheilung erscheint. Auch die Copulation (d. h. die Verschmelzung von zwei gleichartigen Zellen), welche sich bei Algen, Pilzen, und Protozoen beobachten lässt, wird als die undifferencirte Art jener Fertilisation betrachtet, welche bei den höheren Pflanzen und Thieren vorkommt, bei der die zwei gleichen Massen zu Eizelle und Antherozoid, oder zu Ovum und Spermatozoon differencirt werden. Eine unbestimmte Zahl von amoeboiden Zellen fliessen bisweilen in eine einzige Masse zusammen, eine Erscheinung, welche von einigen als vielfache Copulation angesehen wird, aber welche mit grösserer Wahrscheinlichkeit als eine fast mechanische Verschmelzung von erschöpften Zellen betrachtet werden kann. Aus diesem Process könnte vielleicht die eigentliche Copulation und die Fertilisation selbst entstehen. In gleicher Weise verschmelzen die amoeboiden Zellen bei höheren Thieren, und so scheint diese Formation der „Plasmodien" eine tief gegründete Beschaffenheit der amoeboiden Zelle zu sein. Der Process der Verjüngung (welcher bei vielen der niedersten Pflanzen und Thieren z. B. Protococcus und Amoeba vorkommt, bei denen das Protoplasma von einer encystirten Ruhe-Stufe zu einer nackten und beweglichen übergeht), hat viele Analoga nicht nur bei den Protisten, sondern auch selbst in den Geweben der höheren Thiere. So können wir die Stadien, welche die niedersten Organismen mehr oder weniger zeigen, nämlich die encystirte, bewimperte, amoeboide und plasmodiale, als die fundamentalen Formen eines Lebenskreises betrachten, welchen nur die äusserst niederen Organismen vollständig zeigen, aber welcher nie-

mals bei den anderen Thieren ganz verloren geht. Die höchsten Pflanzen und Thiere können daher als Aggregate von mehr oder weniger differencirten und verschieden angeordneten, encystirten, amoeboiden und bewimperten Zellen angesehen werden, indem ihre Entwickelung und folgenden Veränderungen, seien es normale oder pathologische, mehr oder weniger bestimmte Stadien des ursprünglichen Lebenskreises darstellen.

Die Untersuchung der genaueren Art und Weise der Zelltheilung, besonders durch Botaniker, hat in der letzten Zeit ein merkwürdiges Licht auf die Struktur des ausgewachsenen Organismus geworfen. In unseren Tagen wie in denen von Bichat und Schwann sind die Untersuchungen des Histologen, wenn sie ein höheres Ziel als die blosse Vermehrung der beschreibenden Einzelheiten verfolgen, von der höchsten morphologischen Bedeutung, und führen zu der Darlegung einer Einheit in der organischen Struktur, welche tiefer ist als die, welche wir Linné oder Cuvier, Goethe oder Geoffroy, zu verdanken haben.

§. 4. Individualität.

Wahrscheinlich findet man, dass über keinen Gegenstand in dem ganzen Gebiete der Biologie weitgehender discutirt worden ist als über die organische Individualität. Die Geschichte dieses Streites ist interessant, nicht nur weil sie uns zu festen Erfolgen führt, sondern auch weil sie dient, vielleicht besser als irgend ein anderer Fall, die langsame Befreiung der Naturwissenschaft von dem Einfluss des Scholasticismus zu zeigen. Indem man von der offenbaren Einheit und Untheilbarkeit des Menschen und der anderen höheren Thiere ausging, und eine solche Definition annahm wie die von Mirbel (doch eine höchst unwissenschaftliche) „Tout être organisé, complet dans ses parties, distinct et separé des autres êtres, est un individu“, wurde es unzählige Male versucht, denselben Begriff anderswo in der Natur zu finden, oder vielmehr, ihn allen anderen Wesen, Pflanzen und Thieren, aufzudrücken. Die Ergebnisse der verschiedenen Forscher waren natürlich äusserst widerstreitend. Es schien leicht und natürlich, einen Baum oder eine Pflanze überhaupt als gleichgeltend mit einem Thier als Individuum betrachtet zu identificiren, aber sogleich erhoben sich Schwierigkeiten. Viele scheinbar einzelne Pflanzen können von einer gemeinschaftlichen Wurzel entstehen, oder man kann eine einzelne Pflanze in Äste, Zweige, Sprosse, Knospen, oder sogar Blätter zerlegen, und alle diese Theile können oft abgesondert

existiren. Diese sind wieder in Gewebe und Zellen theilbar, die Zellen in Protoplasma und Nucleus, diese endlich in Protoplasma-Molecule, und diese in Atome. So geht die Frage ganz über das organische Gebiet der Naturwissenschaft heraus, und trifft den alten Streit über die letzte Theilbarkeit des Stoffes. Kurz, wie Häckel zeigt, kann kaum ein Theil der Pflanze genannt werden, der nicht von Einem für das Individuum gehalten worden ist. Es ist daher nöthig kurz einige Hauptwerke über den Gegenstand anzuführen, und diese können wir passend in zeitlicher Folge vornehmen.

Während Cassini nahezu mit Mirbel darin übereinstimmte, dass er jede einzelne Pflanze als ein Individuum anzusehen versuchte, ist die weiteste Auslegung des Begriffes des Individuums die von Gallesio (1816), welcher das ganze Produkt eines Samenkornes als ein Individuum anzusehen vorschlug, gleichviel ob dieses sich zu einer einachsigen Pflanze entwickelt, oder zusammenhängend sich ausdehnt wie eine Banyane, oder sich ungeschlechtlich durch natürliche oder künstliche Mittel vermehrt, wie die Trauer-Weide oder wie Anacharis Canadensis. Von diesen beiden gibt es nach dieser Auffassung nur ein einziges Individuum in Europa, glücklicherweise nicht in Zusammenhang.

Die älteste und zugleich am häufigsten behauptete Ansicht betrachtet die Knospe oder den Spross mit einer einzigen Axe und Blattanhängseln als das Pflanzenindividuum, also den Baum als eine Kolonie, gleich einem verästelten Korallenstock.

Diese Anschauung, welche oft Aristoteles (wie es scheint ohne Grund), zugeschrieben wird, kommt bestimmt in den Werken von Hippocrates und Theophrastus vor; der letztere sagt „Die Knospe wächst auf dem Baum wie eine Pflanze im Boden.“ Das Aphorisma von Linné „Gemmae totidem herbae“ ist wohlbekannt, und in dieser Ansicht stimmten C. F. Wolff und Humboldt überein, während Erasmus Darwin sie durch Thatsachen der Anatomie und Entwickelung unterstützte. Der bedeutendste Vertheidiger der Knospentheorie in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts war Du Petit Thouars, welcher zwar (wie gewöhnlich) von einem „Principe unique d'existence“ ausging, aber seine Theorie mit zahlreichen (wenn auch zum grossen Theil unrichtigen) Beobachtungen über die Structur und das Wachsthum des Stengels unterstützte. Für ihn ist der Baum eine Colonie von Phyten, deren jedes eine Knospe mit ihrem achsenständigen Blatt und einem Teil von dem Stengel und der Wurzel ist. Abgesehen von vielen geringeren

Forschern kommen wir zu dem Hauptwerk von Alexander Braun (1853), in welchem, wie Sachs gesagt hat, die unzulässige Vereinigung der Naturphilosophie mit inductiver Morphologie das Äusserste erreichte. Braun kritisirt jedoch alle vorhergehenden Theorien, er gesteht die Schwierigkeit zu, irgend eine zu beweisen, weil die Pflanze physiologisch betrachtet vielmehr ein Dividuum als ein Individuum sei. Er schlug als Compromiss vor, oder vielmehr als eine theilweise Lösung des Knotens, die Annahme des Sprösslings als morphologisches Individuum; einem Thier vergleichbar, besonders, weil der Sprössling (ungleich der Zelle und dem Blatt) alle die vortretenden Merkmale der Species enthält. Darwin und Spencer nehmen im allgemeinen die Knospe oder den Sprössling als das auf jeden Fall bestimmteste Individuum. Die Theorie der Metamorphose führte natürlich Goethe, Oken und andere dazu, das Blatt als das Individuum anzusehen, während Johannes Müller, Steenstrup und andere aus verschiedenen physiologischen Gründen dieselbe Ansicht annahmen. Gaudichaud brachte eine Theorie vor, welche zwischen dieser Ansicht und der von Du Petit Thouars liegt, und nach welcher die Pflanze aus Individuen gebaut wird, von denen jedes aus einem Blatt mit seinem darunter liegenden Zwischenstück besteht, welches als Blattgrund angesehen wurde. Diese Theorie wurde von Edward Forbes und anderen vertheidigt, während die scheinbar umgekehrte Ansicht, welche das Blatt blos für eine äusserliche Ausdehnung des Stengelsegmentes hält, von Hochstetter vorgeschlagen wurde.

Mehrere Versuche, die verschiedenen Gewebe (z. B. die Gefässbündel) als die constituirenden Individuen anzusehen, können übergangen werden; jene jedoch, welche mit der Zellentheorie zusammenhängen, sind von grösserer Wichtigkeit. Schwann hatte sich für die Zelle entschieden, und hielt die Pflanze für eine Zellenkolonie, in der die einzelnen Elemente mit den Bienen eines Schwarmes verglichen wurden, eine Ansicht, mit welcher Schleiden, Virchow und andere Begründer der Zellenlehre im wesentlichen übereinstimmten. Aber obgleich die Struktur und die Functionen der Pflanze fundamental und ausschliesslich cellular sind, ist es unmöglich zu verkennen, dass (ausser in den niedrigsten Organismen) die Zellen grösseren Aggregaten untergeordnet und differenzirt, und in Wirklichkeit fast wie die Steine eines Gebäudes sind; und daher die späteren Theorien, welche wir schon erwähnt haben. Von den Versuchen das Individuum in dem Zell-

kern oder in den Protoplasmakörnchen zu finden, ist es natürlich unnöthig, weiter zu sprechen.

So weit die Theorien von absoluter Individualität. Die Entwickelung des Begriffes der relativen Individualität wird von Fisch vorzüglich erläutert, von den mehr oder weniger unbestimmten Andeutungen in den Schriften von Goethe, Roeper und dem älteren De Candolle aus, bis zu seiner klaren Darstellung von Alphonse de Candolle und von Schleiden, welche beide die Zelle, den Sprössling, und die vielachsige Pflanze für drei auf einander folgende und untergeordnete Kategorieen halten. Auch Nägeli erkannte nicht nur die Nothwendigkeit, eine solche Reihe (Zelle, Organ, Knospe, blatttragende Axe, vielachsige Pflanze) aufzustellen, sondern auch den Unterschied zwischen morphologischer und physiologischer Individualität, welcher nachher von Haeckel bestimmter dargelegt wurde.

Abgesehen von den Schwierigkeiten, welche sogar bei den Protozoen sich erheben, finden wir, dass ein ähnlicher Streit (ausführlich in Haeckel's Kalkschwämmen besprochen) über die Individualität der Schwämme stattgefunden hat. Während die früheren Beobachter zufrieden waren, jede Schwammmasse als ein Individuum anzusehen, in welcher Anschauung Lieberkühn und andere Monographen im wesentlichen übereinstimmten, führte die Anwendung des Microscopes zu der von James Clark angedeuteten und noch von Saville Kent eifrig behaupteten Ansicht, nämlich dass der Schwamm ein Staat von amoeboiden oder Infusorien-Individuen ist. Carter sah die einzelnen flaschenförmigen Säcke als die wahren Individuen an, während Oscar Schmidt das Individuum durch den Besitz einer einzigen Ausströmungsöffnung definirte und die Schwämme in einzelstehende und gesellschaftliche unterschied. Später jedoch nannte er die Schwämme „Zoa impersonalia."

Für die höheren Thiere ist das Problem, obgleich vielleicht noch schwieriger, nicht so hervorragend. Wie Haeckel bemerkt, nehmen die früheren Erörterungen und sogar der verhältnissmässig späte Versuch von Johannes Müller einen fast blos psychologischen oder wenigstens physiologischen Gesichtspunkt an, und die morphologische Ansicht der Frage erschien erst, als die Untersuchung vieler niederen Formen (z. B. der Cestoden und Siphonophoren) die Schwierigkeiten aufgedeckt hatte, mit denen die Botaniker so lange bekannt gewesen. Mit dem raschen Fortschritt der Embryologie erhoben sich auch neue Probleme, und im Jahre 1842 führte Steenstrup den Begriff des „Generations-

wechsels" ein, als eine Entstehung von verschiedenen Individuen **auf zwei Wegen**, die für ihn wesentlich gleichartig waren, nämlich die geschlechtliche von befruchteten Weibchen, und die ungeschlechtliche von nicht befruchteten „Ammen". Diese Ansicht wurde von **Edward Forbes** und vielen anderen Naturforschern angenommen, aber von **Carpenter** und von **Huxley** scharf verurtheilt. In **Leuckart's** ausgezeichneter Abhandlung über den Polymorphismus (1853) wurden die Siphonophoren als Colonien analysirt, und ihre verschiedenen Organe als morphologisch equivalent bewiesen, während **Steenstrup's** Generationswechsel auf einen Fall von Polymorphismus in der Entwickelung zurückgeführt wurde. **Leuckart** unterschied ferner theilweise zwischen Individuen verschiedener Ordnung und auch zwischen morphologischer und physiologischer Individualität.

Im Jahre 1852 schlug **Huxley** die Auffassung vor, welche er noch jetzt im wesentlichen behauptet. Ausgehend von der unzweifelhaften Homologie zwischen der eitragenden Ausstülpung der Hydra und einem frei schwimmenden Medusoid, weist er nach, dass die Bezeichnung, welche dem letzteren gegeben wird, logisch auch der ersteren gehören muss. Er vermeidet die Verwechslung zwischen dem Organ und dem Individuum, indem er das thierische Individuum (wie Gallesio das pflanzliche) als das ganze Product eines einzigen befruchteten Eies definirt; so nennt er den Schwarm von Aphiden oder von freien Medusen, welche nach dieser Ansicht zu einem Individuum gehören, „Zooiden".

In dem Systeme der thierischen Morphologie von Carus (1853) wurde eine andere Theorie vorgebracht; doch nachher scheint das Problem in Vergessenheit gerathen zu sein, bis 1865, wo es der Gegenstand einer in die Länge gezogenen und fruchtbaren Erörterung in den Principles of Biology wurde. **Spencer** nahm als die morphologische Einheit die Zelle an, welche er als ein Aggregat der niedersten Ordnung und selbst aus physiologischen Einheiten zusammengesetzt definirte; er bemerkte, dass diese entweder einzeln existiren können, oder allmählig Verbindungen bilden zu Aggregaten zweiter Ordnung, wie die niederen Algen, deren Individualität mehr oder weniger bestimmt ist.

Die Vereinigung solcher secundären Aggregate oder zusammengesetzten Einheiten zu Individuen einer noch höheren Ordnung wird durch solche Übergangsstufen wie die höheren Algen oder die Lebermoose verfolgt, von deren Thallus die Axen und Anhängsel der Monocotyledonen und Dicotyledonen sinnreich abge-

leitet werden. Der Sprössling einer Phanerogame ist daher ein Aggregat dritter Ordnung; verästelt wird er zum Aggregat vierter und höherer Ordnung, und endlich als ein „Baum erreicht er einen Grad der Zusammengesetztheit, welcher zu hoch complicirt ist als dass er noch definirt werden könnte.“ Bei den Thieren befolgte er dieselbe Methode. Die Protozoen sind Aggregate erster Ordnung. Diese zeigen gleich den Pflanzen unbestimmte Übergangsstufen, z. B. Radiolarien, Foraminiferen, Schwämme, zu bestimmten zusammengesetzten Einheiten wie die Hydra. Solche secundäre Aggregate vermehren sich durch Knospung zu beständigen Aggregaten dritter Ordnung, welche alle Grade der Integration darstellen bis zu dem der Siphonophoren, wo die Individualitäten der Polypen in der des Aggregates fast verloren gehen. Die sämmtlichen segmentirten Articulaten werden zunächst als mehr oder weniger integrirte Aggregate dritter Ordnung betrachtet; die niederen Anneliden sind die weniger entwickelten Formen, während die Arthropoden die am höchsten integrirten und entwickelten sind. Die Mollusken und Wirbelthiere werden als Aggregate zweiter Ordnung angesehen.

Im Jahre 1866 erschien die letzte classische morphologische Arbeit, die „Generelle Morphologie“ von Haeckel. Hier wird die reine Morphologie in zwei untergeordnete Wissenschaften eingetheilt: die erste Strukturlehre oder Tektologie, welche den Organismus als aus organischen Individuen verschiedener Ordnung zusammengesetzt betrachtet; die zweite im wesentlichen stereometrisch, Promorphologie. Auf die Tektologie, oder die Lehre der organischen Individualität ist ein grosser Theil des Werkes verwendet. Er verwirft die Lehre der absoluten Individualität als ein metaphysisches Dogma, und geht von der Ansicht von Schleiden, De Candolle, und Nägeli, von mehreren auf einander folgenden Kategorien relativer Individualität aus; er unterscheidet deutlicher als vorher zwischen dem physiologischen Individuum (oder Bion), welches durch Bestimmtheit und Selbstständigkeit der Function characterisirt wird, und dem morphologischen Individuum (oder Morphon), welches in gleicher Weise durch Bestimmtheit der Form characterisirt wird. Von dem letzteren stellte er sechs Kategorien folgendermassen auf:

I. Plastiden (Cytoden und Zellen) oder Elementarorganismen.

II. Organe (Zellenstöcke oder Zellfusionen), einfache oder ho-

moplastische Organe (Gewebe), zusammengesetzte oder heteroplastische Organe, Organsysteme, Organapparate.

III. Antimeren (Gegenstücke oder homotype Theile): Strahlen der Strahlthiere, „Hälften der bilateral-symmetrischen Thiere".

IV. Metameren (Folgestücke oder homodyname Theile): „Stengelglieder" der Phanerogamen, „Segmente", Ringe oder Zoniten der Gliederthiere und Wirbelthiere etc.

V. Personen (Prosopen): Sprosse oder Gemmae der Pflanzen und Coelenteraten etc. „Individuen" im engsten Sinne bei den höheren Thieren.

VI. Cormen (Stöcke oder Colonieen): Bäume, Sträucher etc., zusammengesetzte Pflanzen, Salpenketten, Polypenstöcke etc. —

In seiner späteren Monographie über die Kalkschwämme, und in einem Schlussaufsatz ändert Haeckel diese Kategorien etwas dadurch, dass er eine Kategorie des grössten Umfangs, nämlich das Idorgan, an die Stelle der drei einzelnen Ordnungen der Organe, der Antimeren und der Metameren einschiebt. Das Idorgan (natürlich deutlich von dem physiologischen Organ oder Biorgan unterschieden) wird als eine morphologische Einheit, aus zwei oder mehr Plastiden bestehend, ohne dass sie die positive Charakter-Eigenschaft der Person oder des Stockes besitzt, definirt. Die Idorgane werden ferner in Homoplasten oder Homöorgane und Alloplasten oder Allöorgane unterschieden; die erste Gruppe umfasst Plastidaggregate und Plastidverschmelzungen, die letztere Idomeren, Antimeren und Metameren.

Die frühere Definition des Namens Antimer, welcher sowohl jeden einzelnen Strahl eines Strahlthieres als auch die rechte und linke Hälfte eines bilateral symmetrischen Thieres bezeichnete, wird verbessert, indem jeder Strahl ein Paramer und seine symmetrischen Hälften die Antimeren genannt werden. So hat eine gewöhnliche Meduse 4 Parameren und 8 Antimeren, und ein Seestern 5 und 10. Der Begriff der Person wird weitgehend abgeändert, nicht nur indem Haeckel die Vergleichung des Thieres mit dem pflanzlichen Sprosse zurückzieht, und indem er die Antimeren und Metameren als nothwendige Bestandtheile auslässt, sondern auch indem er die embryonale Form aller Metazoen, die Gastrula, und ihre hypothetische Urvertreterin die Gastraea, als die einfachste und älteste Form der Person annimmt. Die verschiedenen morphologischen Grade, welche die Person erreichen kann, werden in 3 Reihen classificirt:

(1.) Monaxiale[1]) ungegliederte Personen, d. h. einachsige und ungetheilte, ohne Antimeren und ohne Metameren z. B. Schwämme oder die niedersten Hydroiden, Gastrula etc.

(2.) Stauraxiale ungegliederte Personen, mit Antimeren aber ohne Metameren, z. B. Koralle, Meduse, Turbellarie, Trematode, Bryozoon etc.

(3.) Stauraxiale gegliederte Personen, mit Antimeren und mit Metameren, z. B. Anneliden, Arthropoden, Vertebraten.

Die Colonien der Protozoen sind blos Idorgane. Wahre Cormen, aus verbundenen Personen bestehend, können nur bei Schwämmen, Hydroiden, Siphonophoren, Corallen, Bryozoen, Tunicaten, Echinodermen vorkommen. Die scheinbaren 5 Parameren der letzteren werden als 5 hoch differenzirte, gegliederte Personen eines starkcentralisirten (fünfstrahligen) Stockes, gleich einer Wurmkolonie angesehen. Diese Cormen lassen sich weiter nach dem morphologischen Grad ihrer constituirenden Personen eintheilen. Gewöhnlich sind sie durch Knospung aus einer einzelnen Person entstanden, bei Schwämmen und Korallen bisweilen auch durch die Verschmelzung mehrerer, ursprünglich getrennter Personen oder Cormen.

Die Lehre von den verschiedenen auf einander folgenden subordinirten Ordnungen der Individualität wird von Haeckel nicht nur durch historische Kritik der Theorie abgeleitet, sondern auch in Übereinstimmung mit den wirklichen Thatsachen der Entwickelung und Abstammung gebracht, indem verschiedene Gruppen auf ihre bestimmten Kategorien zurückgeführt werden. Das übrige Problem der Tektologie, nämlich die Beziehung der morphologischen zu der physiologischen Individualität, wird endlich ausführlich erörtert. Drei Kategorien von physiologischer Individualität werden vorgeschlagen (1.) „das virtuelle Bion oder vollständige physiologische Individuum" d. h. jede vollständig entwickelte organische Form, welche den höchsten Grad morphologischer Individulität erreicht hat, der für sie, als den Vertreter der Species, characteristisch ist;

(2.) das „virtuelle Bion oder potentielle physiologische Individuum", — jede unvollkommen entwickelte Form der letzteren, von dem Ei an aufwärts;

(3.) das „partielle Bion oder scheinbare physiologische Individuum", — jeder Theil des actuellen oder virtuellen Bion, welcher

[1]) Für Erklärung dieser Ausdrücke vide §. 5, Promorphologie.

eine temporäre Selbständigkeit besitzt, ohne jedoch seine Species zu reproduciren. Diese letzte Kategorie hat jedoch geringere Bedeutung [1]).

Die Haeckel'sche Theorie in ihrer früheren Form war von Gegenbaur und anderen Morphologen angenommen worden; in ihrer späteren Form auch von Jäger, welcher jedoch die Kategorie des Idorganes verwirft, aus dem Grunde, weil jeder natürliche Körper, der chemische Veränderungen durch seine Umgebung erleidet, mehr oder weniger in concentrische Schichten differenzirt wird. Dieser Gegenstand, besonders was Thiere betrifft, wurde neuerdings in einem grossen Werk von Perrier erörtert. Indem er von der Zelle oder Plastide ausging, nannte er eine beständige Kolonie eine „Meride"; diese bleiben entweder einzeln wie bei Sagitta und Rotifer, oder vermehren sich durch Knospung zu höheren Aggregaten, die er Zoiden nennt. Solche Zoiden können irreguläre, strahlige oder lineare Aggregate sein, von denen besonders die zwei ersten Klassen als „Demen" bezeichnet werden. Das Organ — das Idorgan von Haeckel — wird ausgeschlossen, weil die Gewebe und Organe durch Arbeitstheilung in den anatomischen Elementen der Meriden entstehen; sie haben nur eine secundäre Individualität, „welche aufmerksam unterschieden werden sollte von der Individualität derjenigen Theile, deren direkte Gruppirung den Organismus gebildet hat, und welche von einander getrennt noch leben oder gelebt haben". Perrier deutet ferner an, dass undifferenzirte Kolonien festsitzend sind, wie die Schwämme und Korallen; während ein frei beweglicher Zustand mit der Concentration und Integration der Kolonie zu einem Individuum höherer Ordnung verbunden wird.

So weit die Theorien des Gegenstandes; eine ausführliche Kritik ist unmöglich; man muss jedoch eine synthetische und verknüpfende Anschauung suchen. Ausgehend von der Zelle als der morphologischen Einheit finden wir, dass diese homogene Aggregate in einigen Protozoen, und in der früheren Entwickelung des Eies bildet; aber Integration zu einem Ganzen sowohl als Aggregation zu einer Masse ist mit dem Begriff der Individualität wesentlich verbunden, die früheste secundäre Einheit ist daher die Gastrula oder Meride. Diese Stufe wird permanent von einer

---

[1]) Ueber Kritik dieser Theorie vide Fisch: „Aufzählung und Kritik verschiedener Ansichten über das pflanzliche Individuum" Seite 11. Rostock 1880.

verästelten Hydra oder von einem einfachen Schwamm oder von einer Planarie vertreten. Indessen diese secundären Einheiten können auch ihrerseits Aggregate bilden, entweder irreguläre wie bei den meisten Schwämmen, oder unbestimmt verästelte, wie bei den Hydroiden und Actinozoen, oder lineare, z. B. in solchen Planarien wie Catenula. Indem solche Aggregate, Kolonien oder „Demen" nur in einigen Fällen zu einer bestimmten Einheit integrirt sind, wird eine Individualität dritter Ordnung nur selten erreicht, z. B. bei den verästelten Aggregaten von den Siphonophoren unter den Hydrozoen, oder von Renilla oder Pennatula unter den Actinozoen, bei den linearen Aggregaten von den höheren Würmern oder in einer noch vollkommneren Weise von Arthropoden und Vertebraten.

Aggregate einer noch höheren Ordnung kommen nur selten vor. Solche höhere Aggregate von tertiären Einheiten werden nach der Haeckel'schen Ansicht in dem Echinoderm integrirt, welches in dieser besonderen Weise eine vollkommene Individualität vierter Ordnung erreicht. Eine Kette von Salpen zeigt eine Approximation zu demselben Rang, welcher noch vollständiger von einer strahlenförmigen Gruppe von Botryllen, rings um eine centrale Cloake herum, erreicht wird; die ganze Kolonie einer solchen Ascidie vertritt das Individuum fünfter Ordnung in seiner anfänglichen und unintegrirten Stufe. Alle diese Uebergangsstufen sind natürlich leicht verständlich, und, wie Spencer bewiesen hat, unvermeidlich nach der Descendenz-Lehre. Die Gewebe und Organe aus dieser Reihe auszuschliessen ist eine nothwendige Folge. Ectoderm und Entoderm können nicht allein existiren; sowohl sie selbst als auch die Organe, zu welchen sie sich differenziren, entstehen, nach Jäger, aus der concentrischen Lamination, oder nach Perrier, aus dem Polymorphismus der Glieder der Kolonie, welche beide mit organischem und socialem Leben verbunden werden. Die Kategorie des Antimeres wird ausgelassen, weil sie wesentlich ein promorphologischer Begriff ist; denn ein Medusoid oder ein Seestern, obgleich von weit verschiedenen Ordnungen der Individualität, können in gleicher Weise in Antimeren getheilt werden. Der Ausdruck Metamer ist passend, um die secundären Einheiten eines linearen tertiären Individuums zu bezeichnen; es ist jedoch unwahrscheinlich, dass der Ausdruck „Person" bleiben wird, nicht nur wegen seiner untrennbaren psychologischen Folgerungen, sondern auch weil der Name etwas unbestimmt für Aggregate zweiter und dritter Ordnung gebraucht

worden ist. Die Namen Colonie, Kormus oder Demus können ohne Unterschied auf Aggregate primärer, secundärer, tertiärer, quartiärer Ordnung angewendet werden, welche zu einem Ganzen nicht integrirt sind, und welche nicht die vollständige Individualität der nächst-höheren Ordnung erreichen. Der Ausdruck „Zooid“ ist auch unpassend, da er den Begriff von individualisirten Organen einschliesst, und da er zusammenhängt mit der Ansicht, dass die medusoiden Gonophoren eines Hydrozoon aus den homologen Gonaden der Hydra sich entwickeln, während in der That die letztere eine rückgebildete Form des ersteren ist. Übergehend zu der pflanzlichen Welt finden wir, wie vorher, dass die Zelle die Einheit erster Ordnung ist, und dass Aggregate, welche fast jede Stufe in der allmähligen Entwickelung einer secundären Einheit vertreten, in viel grösserer Zahl als bei den Thieren vorhanden sind. Eine vollkommene Einheit zweiter Ordnung kann kaum dem Thallus zugestanden werden, welcher nach der Meinung von Spencer zu tertiären Aggregaten, nämlich den höheren Pflanzen zusammengesetzt und integrirt wird. Die embryologische Methode ist jedoch, wie bei den Thieren, vorzuziehen, indem sie grundlose Hypothesen vermeidet, und zu directen Ergebnissen führt. Eine solche secundäre Einheit wird von dem Keim der höheren Pflanzen klar dargestellt, in welchem das Zellenaggregat sogleich in Theile differenzirt und zu einem Ganzen integrirt wird. Ein solcher Keim besitzt eine Axe mit Anhängseln wie die ausgewachsene Pflanze. Aber die letzteren sind als Organe blos laterale Ausbreitungen der concentrischen Schichten, in welche der pflanzliche Embryo, wie der thierische, differenzirt wird; sie entsprechen keiner bestimmten Entwickelungsstufe und sind zu getrenntem Leben nicht fähig, und so keineswegs zu dem Namen Individuum berechtigt. Der Keim, die Knospe, der Sprössling oder die einachsige Pflanze gehören daher alle zu der zweiten Ordnung der Individualität, wie die Hydra, welcher sie gleichen. Wie die niederen Coelenteraten bilden sie grössere Aggregate dadurch aus, dass sie auf ihrer niederen Stufe der Integration sich verästeln. Aber solche Kolonien lassen sich kaum als Individuen dritter, viel weniger einer höheren Ordnung, ansehen, am wenigsten wenn man die Einheit der Behandlung der Pflanzen und Thiere nicht aufgibt, ohne welche eine philosophische Biologie verschwindet. Individualität zweiter Ordnung wird in der vollkommensten Weise von der Blüthe erreicht, welche die am höchsten differenzirte und integrirte Form einer Axe mit Anhängseln ist. Ein solcher ein-

facher Blüthenstand wie eine Traube oder Dolde ist eine Annäherung zu einer Einheit dritter Ordnung; diese letztere darf einem Compositen-Blüthenkopfe zugestanden werden, während ein zusammengesetzter Blüthenstand derselben auf dem Wege zu einer noch höheren Stufe ist.

Wenn nun höchst wahrscheinlich eine Nomenclatur nothwendig ist, um eine klare Vorstellung zu gewinnen, lässt sie sich leicht nach dieser Ansicht aufstellen. Wenn wir ausgehen von der Einheit der ersten Ordnung, der Plastide oder Monade, und jedes undifferenzirte Aggregat als einen Demus bezeichnen, finden wir zunächst einen Monaden-Demus, welcher zu einer secundären Einheit oder Dyade sich integrirt. Diese Dyade steigt durch den Dyaden-Demus zur Triade auf. In gleicher Weise bildet sich die Triade zu Triaden-Demen, und diese differenziren sich zu Tetraden. Die Botryllus-Kolonie, mit welcher die Entwickelung der zusammengesetzten Individualität schliesst, ist ein Tetraden-Demus. Die einzeln lebende Form, ob monade, dyade, triade oder tetrade, verlangt auch einen unterscheidenden Namen, wofür Person wahrscheinlich als der passendste bleiben wird, weil diese Anwendung mit den unvermeidlichen physiologischen und psychologischen Folgerungen harmonirt. Das genealogische Individuum von Gallesio und Huxley, welches sich für alle Kategorien anwenden lässt, dürfen wir, mit Haeckel, das Ovum-Produkt oder den Ovum-Cyklus nennen; und die ganze Reihe der Formen, welche nothwendig sind, die Species zu vertreten, nennen wir Species-Cyklus (— obgleich dieser mit dem ersteren zusammentrifft, ausser in den Fällen, wo die Geschlechter getrennt sind oder Polymorphismus vorkommt —). Für einen so eigenthümlichen Fall wie Diplozoon paradoxum, in welchem zwei getrennte Formen derselben Art sich fest vereinigen, und noch mehr für eine solche heterogene Individualität als die der Flechten, in welcher eine zusammengesetzte Einheit aus der Vereinigung von zwei ganz verschiedenen Formen — Pilzen und Algen — entsteht, werden vielleicht noch fernere Kategorien und Ausdrücke erforderlich werden [1]).

§. 5. Promorphologie.

Wie der Physiolog immer versucht, die Phänomene der Function nach mechanischen, physischen und chemischen Gesetzen zu

[1]) Vide Haeckel, Gen. Morph. I; Kalkschwämme I; und Jena. Zeitschrift X; Sachs, Geschichte d. Botanik; Fisch, Aufzählung und Kritik; Perrier, Les Colonies Animales, 1882.

erklären, so ist der Morpholog geneigt, zu fragen, ob organische sowohl als mineralische Formen nicht durch ein einfaches mathematisches Gesetz ihre Erklärung finden können. Und wie der Krystallograph eine ideale, mathematische Form aus einem unvollkommenen oder zerbrochenen Krystall construirt, so hat auch der Morpholog oft versucht, die complicirten gekrümmten Oberflächen der organischen Wesen auf einen bestimmten mathematischen Ausdruck zurückzuführen [1]). Canon Moseley (Phil. Trans. 1838) hat durch Messung und mathematische Analyse bewiesen, dass die gekrümmte Oberfläche irgend einer kreiselförmigen oder discoiden Schnecke betrachtet werden kann als entstanden durch die Drehung einer Kurve, um die Axe derselben, welche immer ihre Ausdehnung nach dem Gesetz der logarithmischen Spirale variirte. Für Goodsir erschien diese logarithmische Spirale, jetzt auf seinem Grabstein gemeisselt, als ein fundamentaler Ausdruck organischer Krümmung und die Dämmerung einer neuen Epoche in der Naturwissenschaft, nämlich die der mathematischen Untersuchung organischer Formen. Seine sorgfältigen Messungen von Organen, und sogar von Zellen, schienen bald das Dreieck, bald das Tetraeder als die fundamentale Form zu ergeben. Aber solche scheinbare Ergebnisse, welche der Naturphilosophie ähnlicher waren, als der echten Mathematik, konnten nur dazu dienen, fernere Nachforschung und Theilnahme abzuschrecken. So finden wir, dass sogar die besten Lehrbücher über Botanik und Zoologie diesen Gegenstand verlassen und sich begnügen, die einfachen geometrischen Grundformen der Krystalle den vielfach gekrümmten und complicirten Linien und Flächen der Organismen gegenüber zu stellen.

Es sind aber andere Betrachtungen, welche zu einem mathematischen Begriff der organischen Form führen, die nämlich der Symmetrie und der Regelmässigkeit. Diese sind jedoch im allgemeinen nur wenig behandelt worden, indem die Botaniker seit Schleiden sich begnügen, die Organismen in drei Gruppen zu theilen, (1) absolut irreguläre, (2) reguläre und strahlenförmige, (3) bilateral-symmetrische oder zygomorphische. Die letzteren lassen sich in zwei Hälften nur durch eine einzige Ebene zerlegen, die

---

[1]) Die Wissenschaften der organischen und mineralischen Form werden so (wie Haeckel andeutet) durchaus analog werden. Wie die Promorphologie die Krystallographie der organischen Form entwickelt, so wird die Mineralogie im Studium solcher Erscheinungen wie die des Pseudomorphismus oder der Mineral-Entwickelung der organisirten Morphologie parallel.

zweiten durch zwei oder mehr Ebenen, die ersten gar nicht. Burmeister und noch mehr Bronn führten die fundamentale Verbesserung ein, die mathematischen Formen nicht nach ihren Oberflächen, sondern nach ihren Axen und Polen zu definiren, und Haeckel hat den Gegenstand ausgearbeitet mit einer Ausführlichkeit der Einzelheiten und der Nomenclatur, welche unglücklicherweise ihr Studium und ihre Annahme gehindert zu haben scheint. Wir wollen die hauptsächlichsten Ergebnisse nach Haeckel, mit geringen Modificationen nach Jäger (Lehrb. d. Zool. I. 283) hier kurz darstellen.

Grundriss des promorphologischen Systems von Haeckel.

A. Anaxonia. Axenlose Formen und daher mit absolut irregulärer Grundform, z. B. Amoeben und viele Schwämme.

B. Axonia. Formen mit bestimmten Axen.

- **I. Homaxonia.** Alle Axen gleich.
  - (a) Kugeln, mit einer unbestimmten Anzahl gleicher Axen durch den Mittelpunkt der Kugel z. B. Sphaerozoum, Volvox.
  - (b) Endophaerische Polyeder, mit einer bestimmten Anzahl gleicher Axen.

    Diese Formen finden sich nicht selten in der Natur realisirt, z. B. bei vielen Radiolarien, Pollenkörnern, und sie lassen sich weiter nach der Zahl und der Regelmässigkeit der Flächen classificieren.
- II. **Protaxonia.** Alle Theile nehmen gegen eine Hauptaxe eine bestimmte Lage ein.
  - (1) Monaxonia, mit nicht mehr als einer bestimmten Axe. Hierher gehören (a) die gleichpoligen z. B. Sphaeroid (Coccodiscus), oder Cylinder (Pyrosoma), (b) die ungleichpoligen z. B. Kegel (Conulina), oder Ei (Ovulina).
  - (2) Stauraxonia, in denen neben der Hauptaxe eine bestimmte Zahl secundärer, auf der ersten senkrechter Axen zu unterscheiden sind, und deren stereometrische Grundform eine Pyramide ist.

    Auch hier kann man unterscheiden
    - (a) die Gleichpoligen, Stauraxonia homopola, in denen die stereometrische Grundform eine Doppelpyramide ist.

(b) Die ungleichpoligen, Stauraxonia heteropola, in denen die stereometrische Grundform die einfache Pyramide ist, und in denen wir einen basalen, gewöhnlich oralen Pol unterscheiden, und einen apicalen, aboralen oder analen Pol. Die Basen können entweder reguläre oder irreguläre Polygone bilden, und so natürlich entsteht eine weitere Classification in Homostauren und Heterostauren.

Die einfachere Formengruppe, die Homostauren, können entweder mit gerader oder ungerader Seitenanzahl vorkommen, und so haben wir bei den Homostauren geradzahlseitige und ungeradzahlseitige, einfache oder doppelte Pyramiden. In denen mit gerader Seitenzahl, z. B. Medusen, sind die perradialen und interradialen Axen gleichpolig; während in denen mit ungerader Seitenzahl, z. B. den Echinodermen, jede Kreuzaxe zur Hälfte aus einem Perradius, zur Hälfte aus einem Interradius besteht. Zu der Gruppe der regulären doppelten Pyramiden gehört z. B. das zwölfseitige Pollenkorn der Passiflora mit der stereometrischen Grundform des hexagonalen Systemes, dem Hexagonal-Dodecaeder. Als Beispiele von den regulären Pyramiden mit gerader Seitenzahl (Heteropola homostaura) finden wir Alcyonium mit 8 Seiten, Geryonia mit 6, und Aurelia mit 4; während diejenigen mit ungerader Seitenzahl durch die fünfseitigen Ophiuren und Primeln, oder die dreiseitigen Liliaceen und Juncaceen repräsentirt werden.

In der höchsten und am meisten differencirten Gruppe, den Heterostauren, ist das basale Polygon nicht mehr regulär, sondern amphithect (αμφι θηκτος), d. h. zweischneidig. Ein solches Polygon hat eine gerade Seitenanzahl, und lässt sich symmetrisch halbiren durch jede von zwei auf einander senkrechten Ebenen, welche das ganze Polygon in vier congruente Polygone zerlegen. Die längere Axe können wir lateral nennen, die kürzere sagittal oder dorso-ventral, und diese zwei mit der Hauptaxe zusammen entsprechen immer den drei Dimensionen des Raumes. Ctenophoren sind Beispiele der achtseitigen, einige Madreporen der sechsseitigen, und Cruciferen, einige Medusen, und Cestoden der vierseitigen, amphithecten Pyramide.

In diesen Grundformen sind die dorso-ventralen und lateralen Axen gleichpolig, und wie in den vorhergehenden Monaxonien und Stauraxonien wird das Centrum des Körpers von einer Linie bestimmt, sie werden desshalb Centraxonia genannt, wäh-

rend die Homaxonia, welche von einem Mittelpunkt bestimmt werden, Centrostigma genannt werden. Hiervon verschieden sind die complicirtesten Formen, in welchen die Pole wenigstens der dorsoventralen Axe ungleich sind, und in welchen der Körper nicht in Beziehung auf eine Linie, sondern auf eine mediane Ebene bestimmt wird. Diese werden darum Centrepipeda oder Zeugiten genannt. Ihre Grundform ist ein Polygon mit gerader Seitenzahl, welches sich nur in zwei symmetrische Hälften durch die eine mediane Ebene zerlegen lässt. Indem diese Grundform in der That die Hälfte einer amphithecten Pyramide mit der doppelten Seitenanzahl ist, wird sie folgerichtig eine halbe amphithecte Pyramide genannt.

Die ganze amphithecte Pyramide lässt sich am besten vorstellen durch die Verdoppelung dieser Grundform, wie in einem Spiegel. Man findet zwei Formen von halben amphithecten Pyramiden, von Haeckel Amphipleura und Zygopleura genannt; die ersteren umfassen die „bilateral-symmetrischen" oder irregulären radiären Formen früherer Forscher, z. B. Spatangus, Viola, Orchis; die Zygopleura umfassen die im engsten Sinn bilateral-symmetrischen Formen, in welchen nicht mehr als zwei radiale Ebenen, und diese auf einander senkrecht, vorhanden sind; ihre stereometrische Grundform ist eine halb-rhombische Pyramide, und sie werden von Haeckel weiter nach der Zahl der Antimeren in Tetrapleura und Dipleura getheilt.

Die Promorphologie hat so gezeigt, dass das herrschende Dogma des fundamentalen Unterschieds zwischen organischen und mineralischen Formen falsch ist, und dass eine Krystallographie der organischen Formen möglich ist; die Form der Zelle oder des Zellenaggregates unterscheidet sich von dem Krystall bloss durch den mehr oder weniger flüssigen oder weichen Aggregatzustand, sowie durch ihre erblichen Eigenschaften; und ihre grössere Anpassung an die Umgebung. Die Classification in bilaterale und radiale Formen, welche gewöhnlich an der Stelle genauer promorphologischer Begriffe steht, muss aufgegeben werden, indem sie wesentlich verschiedene Formen verwechselt, oder wenigstens die Namen müssen streng beschränkt werden, z. B. der Name radial auf reguläre und doppelte Pyramiden, und bilateral auf die Centrepipeda, und zwar vielleicht auf die dipleuren Formen. Ebenso müssen die topographischen und relativen Ausdrücke vorn und hinten, oben und unten, horizontal und vertical, durch Ausdrücke, welche wir oben auf die Axen und Pole anwendeten —

nämlich oral und oboral, dorsal und ventral, sagittal und lateral, rechts und links, ersetzt werden.

§. 6. Natur der morphologischen Veränderungen.

Nachdem die hauptsächlichen Formen der organischen Struktur analysirt und classificirt worden sind, und ihre Individualitätsstufe bestimmt, erhebt sich zunächst die Frage, durch welche morphologische Veränderungen diese Formen entstanden sind, und in was für Kategorieen diese Arten der Differenzirung sich gruppiren lassen. Beim ersten Anblick scheinen die Arten der Entstehung unzählbar, doch in der That sind es nur wenige. Goethe hat sie etwas unbestimmt für die Blüthe als aufsteigende und absteigende Metamorphose, Ausdehnung und Zusammenziehung der Organe u. s. w. verallgemeinert; aber eine sorgfältige Aufzählung zu geben, scheint zuerst Auguste de St. Hilaire versucht zu haben, welcher Missbildungen, Zusammenwachsungen, Uebermass oder „dédoublement", Metamorphose und Umstellung der Organe erkannte. Spätere Forscher haben den Gegenstand in verschiedenen Weisen behandelt; z. B. Asa Gray zählte als Modificationen der Blüthe auf: Verwachsung, Zusammenwachsung, Unregelmässigkeit, Verkümmerung, Nonalternation oder Anteposition, Vermehrung, Enation, abnormes Wachsthum der Axe, und andere morphologische Modificationen bei der Befruchtung. Diese sind offenbar zu zahlreich, wie am besten durch eine einzige Vergleichung mit der Ansicht eines Zoologischen Morphologen gezeigt werden kann. So erkennt Huxley in seiner Classification der Vertebraten nur drei Processe der Modificationen an, nicht nur in der Entwickelung der Equiden, sondern auch in der individuellen Entwickelung der Thiere im Allgemeinen, nämlich (1.) Uebermass in der Entwickelung von einigen Theilen im Verhältniss zu anderen, (2.) theilweise oder völlige Unterdrückung einiger Theile, (3.) Verwachsung von ursprünglich distincten Theilen. Es ist wahrscheinlich, dass dieses dreifache Gesetz der Entwickelung alle bekannten Fälle der Veränderung einschliesst, sogar in der Blüthe; z. B. Chorisis und Peloria können als besondere Formen von übermässigem Wachsthum angesehen werden; Umstellung ist wahrscheinlich in allen Fällen nur scheinbar und in Wirklichkeit durch Adhaesion oder Verwachsung erklärbar [1]). —

---

[1]) Vide de St. Hilaire. Morphologie; Asa Gray, Manual of Botany Seite 179 (1858); Huxley, Proceedings of the Zoological Society Seite 619. London, 1880.

§. 7. Natur der morphologischen Ähnlichkeit. — Kategorien der Homologie.

Alle die Schritte anzudeuten, wodurch der Begriff der morphologischen von dem der physiologischen Ähnlichkeit unterschieden worden ist, hiesse die ganze Geschichte der Morphologie behandeln. Es muss hier genügen, die Terminologie des Gegenstandes zu erläutern, welche, wie immer in solchem Fall, nicht nur als ein Anzeiger, sondern auch als ein Mittel des Fortschrittes gedient hat. Die Ausdrücke Homologie und Analogie wurden allmählich darauf beschränkt, die zwei erwähnten distincten Ähnlichkeiten zu bezeichnen, und sie wurden endlich festgestellt und klar definirt von Owen im Jahre 1843, indem er sagte, dass „dieselben Organe an verschiedenen Thieren unter jeder Veränderung der Form und Function homolog sind, z. B. die Vorderbeine des Draco volans und die Flügel der Vögel; und dass ein Theil oder Organ an einem Thier, welches dieselbe Funktion wie ein anderer Theil oder ein anderes Organ an einem anderen Thier hat, sein Analogon ist, z. B. die Flughaut des Draco und die Flügel der Vögel." Ferner unterschied er drei Arten der Homologie: 1) specielle Homologie, „welche schon vorher definirt wurde, nämlich die Correspondenz eines Theiles oder Organes in Bezug auf seine relative Stellung und Verwandschaft mit einem Theil oder Organ in einem anderen Thier, z. B. des Basilar Process des menschlichen Occipital-Knochens mit dem Basi-Occipitale der Fische, diese Homologie zeigt, dass die Thiere nach einem gemeinschaftlichen Typus gebaut sind. 2) Generelle Homologie ist das höhere Verhältniss, in welchem ein Theil oder eine Reihe von Theilen zu dem fundamentalen oder allgemeinen Typus steht, wie der vorerwähnte menschliche Knochen und das Centrum des letzten kranialen Wirbels; die Bestimmung dieser Homologie verlangt eine Erkenntniss des Typus, nach dem die betrachtete Gruppe aufgebaut ist. 3) Seriale Homologie ist das vertretende oder repetirende Verhältniss der Segmente desselben Skeletes; z. B. das Basi-Sphenoid und und Basi-Occipitale sind Homotypen; diese Homologie wird nachgewiesen, nachdem die generellen und speciellen Homologien bestimmt worden sind." Diese Ausdrücke wurden nun zwar von den Naturforschern angenommen, aber das Kriterium der Analogie und Homologie fing an, für Agassiz und andere Embryologen eine Beziehung sowohl zur Entwickelungsgeschichte als zur vergleichenden Anatomie zu haben. Das ideale Urbild wurde auch immer

weniger erwähnt. Absehend von den Erörterungen von Agassiz und Bronn, kommen wir zunächst zu Haeckel, welcher den letzteren kritisirt und seine Forschungen zum Theil angenommen hat. Haeckel stellte die seriale unter die generelle Homologie, und stellte Kategorien der Homologie auf, welche theilweise denen der Individualität entsprechen: 1) Homotypie, — der Antimeren, und daher von der Homotypie von Owen abweichend; 2) Homodynamie, — der Metameren; 3) Homonomie der auf Queraxen liegenden Theile. Ferner hat er specielle Homologie in Bezug auf die Identität der embryonischen Entstehung bestimmt. Dieses letzte Verhältniss wurde im Jahre 1870 von Ray Lankester betont, welcher Homologie in die zwei Kategorien Homogenie und Homoplasie eintheilt. Durch die erstere, Homogenie, bezeichnete er die durch gemeinschaftliche Abstammung bedingte Ähnlichkeit. Durch die zweite, Homoplasie, bezeichnete er eine Ähnlichkeit der Stellung und Struktur, welche später Theilen eigen wird, die im embryonalen Zustand verschieden sind. So ist das Vorderbein eines Säugethieres mit dem eines Vogels homogen, aber die rechte und linke Herzkammer beider sind nur homoplastisch, indem sie von einander unabhängig seit der Abzweigung der zwei Gruppen von einer einherzkammerigen Stammform in Folge der Ähnlichkeit der physiologischen Bedürfnisse entstanden sind. Mivart schlug vor, Homologie als einen allgemeinen Ausdruck zu behalten und stellte zwei Unterabtheilungen, Homogenie und Homoplasie auf; er arbeitete die Analyse mit der grössten Ausführlichkeit aus, indem er zuerst 25 und später 15 Arten der Ähnlichkeit unterschied: 1) Theile nur in Funktion gleich, z. B. Beine der Eidechse und des Hummers; 2) Theile gleich sowohl in Funktion als auch in relativer Stellung, z. B. Flügel der Fledermaus und des Vogels; 3) Theile gemeinschaftlicher Abstammung, z. B. Vorderbein des Pferdes und des Rhinoceros; 4) Theile ähnlicher embryonaler Entstehung, was auch ihre ursprünglichen Verhältnisse in der Stammesgeschichte sein mögen, z. B. Occipital-Knochen von Panther und Barsch; 5) Theile ungleicher embryonischer Entstehung, was auch ihre Verhältnisse in der Stammesgeschichte sein mögen, z. B. Beine der Dipteren; 6) 7) 8) 9) 10) lateral, vertical, serial, antero-posterior, radial homologe Theile; 11) untergeordnete seriale Homologa, z. B. Glieder der Antennen; 12) 13) secundäre und tertiäre untergeordnete seriale Homologien; 14) 15) specielle und generelle Homologien in Owens Sinne. In seiner Monographie der Kalkschwämme schlug Haeckel vor, die wirkliche phylogene-

tische Homologie im Gegensatz zur Homomorphie, welcher die genealogische Basis fehlt, Homophylie zu nennen. Zuletzt hat Jhering eine Wiederholung der Ansicht von Lankester veröffentlicht.

In dieser Erörterung wie in der der Individualität ist es offenbar, dass wir es mit zahlreichen Eintheilungen zu thun haben, in denen sich logische Principien durchkreuzen. Obgleich dieselben ohne Zweifel dem complicirten Gewebe der Verhältnisse in der Natur entsprechen, verlangen sie doch eine logische Auflösung. So müssen wir die Analogie functioneller Thätigkeit bei Seite setzen, sowie die damit verbundene Gleichförmigkeit der äusseren Gestalt oder geometrischen Grundform, z. B. bei Fischen und Cetaceen, Hydrozoen und Bryozoen, und anderen mimetischen Organismen; und doch ziehen diese, wie unser historischer Überblick zeigte, zuerst die Aufmerksamkeit auf sich. Aber in der That fallen diese homoplastischen oder homomorphischen Formen, wie Haeckel gezeigt hat, ebenso gut in das Gebiet des Promorphologen, wie isomorphische Krystalle in das Gebiet seines anorganischen Kollegen, des Krystallographen. Hier sollten auch „radiale", „verticale", „laterale" Homologien, „Homotypie der Antimeren", und alle Fragen der Symmetrie behandelt werden, wofür die Haeckel'sche Nomenclatur, homaxon, homopolisch u. s. w. besonders vorzuziehen ist.

Auf dem Gebiete der Tektologie oder Morphologie im gewöhnlichen Sinne können wir zunächst untersuchen, ob zwei Organismen von derselben Kategorie der Individualität, d. h. homokategorisch sind; und in diese seriale Homologie würde als eine Unterabtheilung kommen z. B. die Ähnlichkeit zwischen den Einheiten oder den Theilen der Einheiten eines linearen ‚Dyaden-Demus'. Gemäss einem dritten Standpunkt, dem des Embryologen, verfolgen wir die Entwickelung jedes multicellularen Organismus 1) von den Keimschichten und Systemen, in welche die secundäre Einheit (sei es Gastrula oder Pflanzenkeim) sich differencirt; 2) von einem Monaden-Demus oder von einer Einheit niederer Ordnung der Individualität. Die Theile oder Einheiten, welche in ontogenetischer Untersuchung der Reihe nach als homodermisch, homosystemisch, homodemisch erkannt worden sind, lassen sich dann passend, nach den Ausdrücken phylogenetischer Theorie, „speciell-homologisch", „homogenisch", „homophyletisch", „homogenetisch" bezeichnen. Diese drei Hauptklassen der morphologischen Correspondenz — promorphologisch, tektologisch und embryologisch — mögen oder mögen nicht zusammenfallen. Aber die vollkommenste

Homologie, in welcher alle Arten der Ähnlichkeit sich vereinigen, und von welcher sie sich differenciren, ergiebt die Zellenlehre und ihre wichtigste Consequenz, dass das Ei überall eine einfache Zelle ist; Agassiz hat sie nicht mit Unrecht die „grösste Entdeckung in der modernen Biologie“ genannt[1]).

§. 8. Taxonomische Ergebnisse.

Der Fortschritt und die Modification der Klassificationen, welche jedem morphologischen Fortschritt folgt, sind schon oben erwähnt worden. Die Taxonomie steht niemals ganz auf gleicher Stufe mit der morphologischen Erkenntniss. Dass sie viel Verbesserung in der Gegenwart verlangt, ist unstreitig. Obgleich das Dogma der Constanz der Arten nicht mehr behauptet wird, so dauern doch seine Erfolge fort, und vielleicht die Mehrzahl der Gruppen braucht noch monographisch ausgearbeitet zu werden in dem verallgemeinernden Geist, mit dem Haeckel die Kalkschwämme behandelt hat, oder Carpenter, Parker und Brady die Foraminiferen. Die Vereinigung der Protophyten und Protozoen in den Protisten (eine Verallgemeinerung, welche weitere Untersuchungen beständig befestigen) schliesst das endliche Verlassen der mittelalterlichen Erdichtung von den drei Reichen der Natur ein; die Erneuerung der „Organisata“ von Linné. Auch physiologische Vorurtheile sind noch nicht ganz ausgeschlossen, so z. B. die fortwährenden Versuche, Animalia und Vegetabilia durch physiologische Merkmale (welche, selbst wenn sie in sich gültig wären, unanwendbar sein würden) zu trennen. Eine strenge morphologische Richtschnur muss bei der Construktion der Classificationen und der Stammbäume angewendet werden. Organismen sind „höher“ und „niedriger“ nicht nach den Stufen ihrer Entwickelung in Schönheit oder Verstand, sondern (wie Huxley am deutlichsten gezeigt hat) nach ihrem Grade der morphologischen Differencirung durch Übermass, Unterdrückung oder Verwachsung. So muss die oberste Stellung des Menschen in der Klassification aufgegeben werden, weil die Primates nur eine der weniger specialisirten, d. h. der niederen Ordnungen der Säugethiere sind, und die Säugethiere selbst im grossen Ganzen bestimmt weniger specialisirt als die Vögel, oder vielleicht sogar die höheren Repti-

---

[1]) Für Bibliographie vide Ray Rankester. Annals and Magazine of Natural History 1870.

lien. Die morphologische Bedeutung der Pflanzenwelt sinkt, wenn sie nach einem solchen Richtmass gemessen wird. Die Cormophyten sind alle nichts mehr als eine Axe mit Anhängseln und als solche vergleichbar nicht mit der ganzen thierischen Reihe, sondern nur mit jener Gruppe, welche homomorphisch oder vielmehr isomorphisch ist, indem sie auch auf eine Axe mit Anhängseln sich zurückführen lässt. Eine solche Gruppe finden wir in den Hydromedusen vor, aus denen wir im Geist alle die speciellen Differencirungen der pflanzlichen Welt uns ausbilden können, indem ein einziges Genus wie Clava oder Tubularia einen Ausgangspunkt für zahllose „natürliche Ordnungen" liefert.

§. 9. Verhältniss der Morphologie zur Physiologie.

Obgleich die reine Morphologie bloss die Gesetze der Structur untersucht und die Begriffe des Lebens, der Umgebung und der Funktion streng entfernt, ist es doch wahr, dass ihre Untersuchungen, wenn sie immer von physiologischen Betrachtungen ferngehalten werden, unvollkommen und ihre Resultate unerklärbar, wenn nicht fast trügerisch sein werden. Und so tief auch Jemand durch oberflächliche und Anpassungs-Merkmale hindurch zu einem permanenten und fundamentalen morphologischen Typus vordringt, so ist diese Form selbst nur eine frühere Anpassung und zeigt die verschwindenden Spuren einer noch früheren Anpassung. Dagegen die oberflächlichst angepassten Eigenschaften, wenn sie auf zahlreiche, abweichende Nachkommen übertragen werden, können eine hohe morphologische Wichtigkeit erreichen. Ein Organismus morphologisch betrachtet ist bloss statisch und wird, wie ein Wirbel oder Strudel nur dann recht verständlich, wenn er in seinen dynamischen Verhältnissen betrachtet wird. Und, obgleich die Darlegung der Einheit der Structur in der organischen Welt an sich ein grosses Ergebniss ist, so wird doch hierdurch das Verlangen nach einer tieferen Erklärung der Form in Bezug auf die Funktion und Umgebung nur um so dringender gemacht. Wir können ein Beispiel aus der Botanik geben. So erklärt Airy schön die Erscheinungen der Phyllotaxis als Anpassungen an das Leben der Knospe. Oder in dem Fall einer gewöhnlichen Blüthe, z. B. der Taubnessel, werden alle Einzelheiten der Form von dem Systematiker mit gleicher Ausführlichkeit beschrieben, ein Verfahren, welches abgesehen von specifischer Identification keinen weiteren Werth hat. Aber diese Einzelheiten erhalten eine andere Behandlung von den zwei verschiedenen Standpunkten des Morphologen

und des Physiologen. Der letztere, für welchen die Form nur so weit wichtig ist, als sie die Funktionen erklärt, zeigt wie der zähe, bleibende Kelch ein Schutz gegen verschiedene Gefahren ist, wie die Blumenkrone als Lockmittel für die befruchtenden Bienen dient, welche in ihrer Unterlippe eine Landungsstelle, und in jedem seitlichen Nebenlappen eine Stütze finden, während die Oberlippe zugleich den Pollen gegen Regen schützt und die Krümmung der Staubgefässe verursacht. Und ferner diese Krümmung der Staubgefässe mit ihrer Zwei-Mächtigkeit und Mittel-Lage, und das Vorhandensein von zwei längs aufgehängten Staubbeuteln sind alles Anpassungen, um mit Hilfe des haarigen Rückens einer Biene die ähnlich gestellte Narbe einer anderen Blüthe zu treffen u. s. w. Der Morpholog dagegen analysirt den Kelch in seine fünf ihn bildenden Blätter, führt die Blumenkrone auf einen regelmässigen fünftheiligen Typus zurück, bestimmt die Stellung der vier Staubgefässe und behauptet den Verlust eines weiter zurückgelegenen fünften, findet, dass der Fruchtknoten ursprünglich zweiblättrig ist u. s. w. In dieser Weise erreicht er eine schematische Vorstellung nicht von einem architypischen Urbild, sondern von einer wirklichen Stammform. Aber diese Grundform selbst regt eine neue Reihe von Betrachtungen, sowohl morphologische als physiologische an; es kommt nun die Entstehung einer ursprünglichen Blüthe aus einem farnähnlichen Cryptogam in Betracht, dessen Laubblätter, Hüllen der sporen-tragenden Blätter, Micro- und Macro-sporangiophoren in aufsteigender Folge differencirt wurden; dessen Microsporen, jedenfalls durch die Vermittlung eines sporen-fressenden Insectes, auf dem Makrosporangium anstatt auf dem Boden gekeimt hatten; und an welchem durch die gleichzeitige Entwickelung der Blüthenfarben, welche schon bei den Thallophyten auftreten, diese bedeutende Veränderung (offenbar vortheilhaft, indem sie die Fertilisation sicherer und sparsamer macht), bis zur Constanz befestigt wurde. So hat der Morpholog, obgleich er Betrachtungen der Teleologie und Funktion von seinen anatomischen Untersuchungen ausschliesst, doch ein physiologisches Ideal, und kommt früher oder später zu einer neuen Reihe von Fragen, nämlich denen nach der gegenseitigen Abhängigkeit der Struktur und der Funktion. Milne Edwards' Gesetz der physiologischen Arbeitstheilung, Dohrn's Grundsatz des Funktionswechsels, die Theorien von Claude Bernard, Spencer und Haeckel, solche experimentelle Untersuchungen wie die Sempers, in welchen Thiere speciellen Modificationen ihrer Umgebung unterworfen werden und

dergl., sind alle Beiträge zu dieser neuesten und höchst entwickelten Abtheilung der Morphologie. Solche Ideen werden sogar in dem Studium der cellularen Morphologie angewendet. So hat Spencer das Verhältniss der Zellformen zu ihren Umgebungen bewiesen und James hat geistvoll das Entstehen der Zelltheilung durch das schnelle Zunehmen der Masse im Verhältniss zur Oberfläche, welches das Wachsthum eines festen Körpers herbeiführt, und die verhältnissmässig grössere Schwierigkeit der Ernährung erklärt; und der Verfasser hat versucht, die Formen von freien und vereinigten Zellen als die Differencirungen eines (protomyxoiden) Cyclus zu erklären, in welchem die Veränderungen der Funktionsthätigkeit mit der Annahme passender Formen verbunden worden sind, indem die ganze Reihe der Veränderungen auf den veränderten Eigenschaften des Protoplasmas unter den Variationen der Kraftlieferung von der Umgebung abhängt. Rauber, His und andere haben sogar versucht, embryologische Phänomene nach den Gesetzen des einfachsten Zellenmechanismus zu erklären, aber bis jetzt sind solche Theorien etwas unvollkommen [1]).

§. 10. Orientirung und Abtheilungen der Morphologie.

Die Stellung der Morphologie in der Klassification der Wissenschaften und die passendste Eintheilung lassen sich nicht in diesem beschränkten Raum erörtern. Ueber die letztere Frage wird besonders gestritten. Die Ansicht, welche wir angenommen haben, welche unter Morphologie die ganze statische Anschauung der organischen Welt einschliesst, ist die von Haeckel, Spencer, Huxley und den meisten heutigen zoologischen Morphologen, aber die Botaniker brauchen den Ausdruck oft noch in seinem früheren und engeren Sinne [2]).

---

[1]) Herbert, Spencer, Principles of Biology 1866.
Haeckel, Generelle Morphologie 1866.
Claude Bernard, Phénomènes de la vie etc. 1870.
Semper, Thierisches Leben (1880).
James, Edin. Med. Journal. (1883).
Geddes, Zoolog. Anzeiger (1883).
Rauber, Morph. Jahrb. VI; 1880.
Haeckel, Kalkschwämme 1872; I, Seite 481.

[2]) Haeckel, Generelle Morphologie I. Einleitung; 1866.
Comte, Philos. Positive. III (1851—1854).
Spencer, Principles of Biology I;
Gegenbaur, Vergleichende Anatomie, 1874.
Asa Gray, Manual of Botany 1872.

Ueber fossile Radiolarien
aus Schichten des Jura.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Dr. Rüst
in Freiburg i. B.

Während die Kenntnis der lebenden Radiolarien durch die Bearbeitung des Challenger-Materials in den letzten Jahren eine ausserordentliche Bereicherung erfahren hat, ist sie in Betreff der fossilen Radiolarien nur in Bezug auf die Arten aus dem Tertiär als erheblich, in Bezug auf die Arten aus der Kreide und dem Jura als sehr dürftig zu bezeichnen. Durch einige zufällige Funde von Radiolarien in jurassischen Gesteinen angeregt, verwendete ich meine Thätigkeit seit einigen Jahren auf die mikroskopische Durchforschung derjenigen Juraschichten, welche durch stärkeren Kieselsäure-Gehalt das Vorhandensein von Radiolarien-Resten erwarten liessen. Diese Untersuchungen ergaben einen ungeahnten Reichtum mancher Jura-Gesteine an Radiolarien, und es konnten nach Hinweglassung vieler nicht recht deutlicher Formen 234 Arten bestimmt werden, von denen nur sehr wenige mit den tertiären und lebenden Arten übereinstimmen. Dagegen kommt diese jurassische Radiolarien-Fauna überein mit der von von Dunikowsky im Lias des Schaafberges in Tyrol entdeckten, und noch mehr mit den von Pantanelli im Jaspis von Toscana aufgefundenen Formen.

Die systematische Beschreibung, sowie die Abbildungen dieser 234 Jura-Radiolarien werden die Palaeontographica bringen. Diese vorläufige Mitteilung dürfte deshalb von Interesse sein, weil

sie übersichtlich die Radiolarien-Gattungen und Familien des Jura-Meeres vorführt, welche als die Vorgänger der tertiären und lebenden Arten gelten können.

Bei der Einordnung der aufgefundenen Arten wurde Haeckel's Prodromus Systematis Radiolarium von 1881 mit der Modification von 1883 zu Grunde gelegt. Derselbe erwies sich als sehr brauchbar, da mit alleiniger Ausnahme von zwei Gattungen alle übrigen 75 sich einreihen liessen. Es kann dies wohl als Beweis dienen, dass zur Bestimmung der fossilen Radiolarien, die als einzigen Anhaltspunkt nur die Schalen haben, dieser Entwurf nicht nur von hohem Werte, sondern geradezu unentbehrlich ist. Zu ganz besonderem Danke hat mich Herr Professor Haeckel durch die gütige Übernahme der Controle obiger Einordnung verpflichtet.

Tabelle I.

Ordo	Subordo	Familia
I. Ordo. Acantharia: 0	I. S. O. Acanthometra II. S. O. Acanthophracta	1. u. 2. 3. u. 4.
II. Ordo. Spumellaria: 103	III. Collodaria: 1	5. Thalassicollida 6. Collozoida 7. Thalassosphaerida 8. Sphaerozoida: 1
	IV. Sphaerellaria: 102	9. Sphaerida: 51 10. Collosphaerida 11. Pylonida 12. Zygartida 13. Lithelida 14. Discoida: 51
III. Ordo. Nassellaria: 130	V. Plectellaria	15. Cystidina 16. Plectoida 17. Stephanida
	VI. Cyrtellaria	18. Spyroida 19. Botryoida: 2 20. Cyrtida: 128
IV. Ordo. Phaeodaria: 1	VII. Phaeocystia: 1	21. Phaeodinida 22. Cannorhaphida: 2 23. Aulacanthida
	VIII. Phaeogromia	24. u. 25.
	IX. Phaeosphaeria	26.—30.
	X. Phaeoconchia	31. u. 32.

Tabelle II. Übersicht der Sphäriden.

Sphaerida 50	Liosphaeria 30	Stylosphaeria 5	Staurosphaeria 10	Cubosphaeria 1	Astrosphaeria 4
Monosphaeria 31	Ethmosphaerida 20	Xiphostylida 3	Staurostylida 3	Hexastylida 1	Heliosphaerida 4
Dyosphaeria 13	Carposphaerida 6	Sphaerostylida 2	Staurolonchida 5	Hexalonchida	Diplosphaerida
Triosphaeria 2	Thecosphaerida 2	Amphistylida	Stauracontida	Hexacontida	Lychnosphaerida
Tetrasphaeria	Cromyosphaerida	Cromyostylida	Staurocromyida	Hexacromyida	Cromyommida
Polysphaeria	Caryosphaerida	Caryostylida	Staurocaryida	Hexacaryida	Arachnosphaerida
Spongosphaeria 4	Plegmosphaerida 2	Spongostylida	Staurodorida 2	Hexadorida	Rhizosphaerida

Tabelle III. Übersicht der Disciden.

Discida 51	1 a Tribus 10	1 b Tribus 12	1 c Tribus 29
1. Phacodiscida 1	Sethodiscida	Heliodiscida 1	
2. Coccodiscida 6	Lithocyclida 1	Staurocyclida 2	Astracturida 3
3. Porodiscida 38	Trematodiscida 9	Stylodictyida 8	Euchitonida 21
4. Spongodiscida 6	Spongophacida	Spongotrochida 1	Spongobrachida 5

Tabelle IV. Übersicht der Cyrtiden.

Cyrtida 128	I. Tribus 64	II. Tribus 9	III. Tribus 3	IV. Tribus 52	V. Tribus	VI. Tribus
Monocyrtida 24	Archicorida 10	Archipilida 7	Archiphormida	Archicapsida 7	Archiperida	Archiphatnida
Dyocyrtida 13	Sethocorida 4	Sethopilida	Sethophormida	Sethocapsida 9	Sethoperida	Sethophatnida
Triocyrtida 22	Theocorida 12	Theopilida 1	Theophormida	Theocapsida 9	Theoperida	Theophatnida
Tetracyrtida 19	Artocorida 11	Artopilida 1	Artophormida	Artocapsida 7	Artoperida	Artophatnida
Stichocyrtida 50	Stichocorida 27	Stichopilida	Stichophormida 3	Stichocapsida 20	Stichoperida	Stichophatnida

Tabelle V. Verteilung im Jura.

	Lias 76	Dogger 5	Malm und Tithon 174	Kreide Neocom. 8
Sphaerida	24 Arten	2 A.	36 A.	3 A.
Discoida	20 Arten	2 A.	37 A.	0
Cyrtida	32 Arten	1 A.	101 A.	5 A.

Aus den vorstehenden kleinen Tabellen dürfte sich die Verteilung der Gattungen und Arten im System am übersichtlichsten ergeben, und erfordern dieselben nur wenige kurze Bemerkungen. In Tabelle I nehmen die im Jura beobachteten Radiolarien nahezu die Mitte des Systems ein. Wie nach der chemischen Zusammensetzung der Acantharien-Skelete anzunehmen war, fehlen Vertreter dieser Ordnung. Von den Collodarien erscheinen zuerst und in geringer Zahl die gegabelten Hautnadeln der Sphärozoen, dagegen in sehr grosser Menge und weiter Verbreitung die drei-, vier- und sechsstrahligen soliden Kieselkörperchen, welche die Centralkapseln der Sphärozoen umlagern. Unter den Sphärellarien sind nur die Sphäriden und Disciden vertreten. Auffallend ist das vollständige Fehlen aller Plectellarien. Einige wenige Gebilde, die anfänglich als Mesocena und Lithocircus gedeutet waren, wurden bei genauerer Untersuchung als Cyrtiden-Bruchstücke erkannt. Unter den Cyrtellarien fehlen die Spyroida ganz. Von den Botryoida wurden nur zwei Arten beobachtet. Die Cyrtiden treten dagegen mit 123 Arten auf. Von Phaeodarien wurden nur zwei Dictyocha-Formen und diese auch nur in geringer Individuen-Zahl beobachtet.

Aus Tabelle II ist ersichtlich, dass unter den Sphäriden der jurassischen Fauna vorzugsweise die einfacheren Formen entwickelt waren. Vierschalige Sphäriden fehlen ganz. Von den dreischaligen erscheinen nur zwei, von den vielschaligen nicht eine Form. Auch die Spongosphärien sind wenig entwickelt und arm an Individuen, während Mono- und Dyosphärien in sehr grosser Menge von Individuen auftreten.

Die Tabelle III der Disciden zeigt eine reichere Entwicklung von Arten, da nur die beiden Tribus der Sethodisciden und Spongophaciden nicht vertreten sind.

Die Tabelle IV der Cyrtiden ist besonders dadurch von Interesse, dass sie beweist, wie die jurassische Fauna der hohen

Ausbildung, des Schmuckes und der Bewaffnung entbehrt, welche schon die tertiäre und noch mehr die lebende Radiolarien-Fauna auszeichnet. So fehlen bei den geschlossenen Formen die Tri- und Multiradiata ganz. Bei den offenen erscheinen nur drei Arten der Muldiradiata unter den Stichocyrtiden, derjenigen Subfamilie, welche die zahlreichsten Vertreter im Jura aufzuweisen hat. Bemerkenswert ist bei manchen dieser Stichocyrtiden die grosse Zahl der Ringe, die bis zu 28 geht. Es wird hiemit ihre niedere Organisation gekennzeichnet, da ja stets die Vielzahl gleichwertiger Körperteile ein Merkmal niederer Entwicklung ist.

Die Tabelle V ist an sich verständlich. Man sieht, dass das Tithon weitaus am reichsten ist, und hier sind es vorzüglich die Aptychos-Schichten, welche am meisten Radiolarien enthalten. Die Armut des Dogger hat vielleicht ihren Grund in der Geringfügigkeit des untersuchten Materials. Von der Kreide ist das Neocom hier mit einbezogen, da in demselben manche Arten aus den Aptychus-Schichten sich wieder fanden.

(Vergl. Dr. Rüst: „Ueber das Vorkommen von Radiolarien-Resten in kryptokrystallinischen Quarzen aus dem Jura und in Koprolithen aus dem Lias“; in den Verhandlungen der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte in Freiburg i. B. 1883).

Die Entwicklungsgeschichte
der socialen Ascidien.

Von

Dr. Oswald Seeliger.

Hierzu Tafel I—VIII.

Die vorliegende Abhandlung bildet die Ergänzung zu einer früheren Arbeit (No. 52)[1], in welcher die Knospenentwicklung und Eibildung von Clavelina dargestellt wurde. Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte konnte ich damals zu keinen sicheren Resultaten gelangen und hielt die ziemlich unzusammenhängenden Beobachtungen zurück, bis ein mehrwöchentlicher Aufenthalt in der zool. Station zu Triest im Sommer des vorigen Jahres mir Gelegenheit bot, die Untersuchung zum Abschluss zu bringen. Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich dem Direktor der zool. Station Herrn Prof. Claus für die Bereitwilligkeit, mit der er mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte, und Herrn Dr. Graeffe, dem Inspektor der Station, für die liebenswürdige Hilfeleistung bei der Beschaffung des Materials an dieser Stelle meinen besten Dank ausdrücke.

Vieles liess sich an dem nicht recht durchsichtigen lebenden Materiale nicht feststellen und musste nachträglich an konservirtem Materiale an Schnitten untersucht werden. Unter den mannigfachen Konservirungsmethoden, die ich anwandte und von denen ich bereits die eine und andere früher mitgetheilt habe, scheint mir die einfache Behandlung mit absolutem Alkohol und sofort darauffolgender Färbung mit Pikrokarmin die vortheilhafteste zu sein.

Die Schnitte wurden durchwegs mit freier Hand angefertigt,

---

[1]) Die den Autoren beigefügten Zahlen beziehen sich auf das im Anhange gegebene Literaturverzeichniss.

und zwar bediente ich mich der Methode, die Hatschek eingehend in der Einleitung zu seiner Entwicklungsgeschichte des Amphioxus (No. 19) beschrieben hat, so dass ich hier nicht mehr darauf zurückzukommen brauche. —

Vom März bis in den Juli hinein ist der untere Theil des Peribranchialraumes der ausgewachsenen Clavelinen mit Embryonen aller Entwicklungsstadien angefüllt. Die meisten sind unter einander durch ihre Follikel zu kleineren oder grösseren Ballen verklebt, in denen sich fast stets nur Embryonen von sehr nahestehender Ausbildungsstufe finden. Es dürften somit die einzelnen Ballen den aufeinanderfolgenden Eiablagen entsprechen.

So wie die Fortpflanzungszeit der Art im Vergleiche zu anderen Ascidien eine ausserordentlich lange ist, scheint auch jedes Individuum während einer verhältnissmässig langen Zeit seines Lebens fortpflanzungsfähig zu sein. Nicht nur, dass man im Perithorakalraum neben bereits frei gewordenen geschwänzten Larven und kleinen bereits an den Trabekeln des Mutterthieres festsitzenden Clavelinen noch unbefruchtete Eier findet, so ist ausserdem noch der Eierstock in voller Thätigkeit begriffen, und es bilden sich immer neue Geschlechtszellen. So erscheint die Fertilität hier geradezu erstaunlich gross; und wenn man bedenkt, dass weiterhin Knospenbildung eintritt, so muss hier, wenn irgendwo, die Erhaltung der Art gesichert sein.

Die enorme Produktion von Geschlechtsstoffen scheint aber auch die Lebensfähigkeit des Organismus zerstört zu haben, der dann vollkommen erschöpft abstirbt. So findet man denn gegen Ende des Sommers, nachdem die Zeit der Geschlechtsreife vorüber ist, keine grossen Thiere mehr, und die Art scheint verschwunden zu sein [1]).

Wohl aber muss man bei sorgfältigem Untersuchen von Schalen der Miessmuschel, von Steinen u. s. w. junge noch solitäre Formen finden, wie mir dies im Juni oftmals geglückt ist. Diese arbeiten im Verborgenen an der Erhaltung der Art, indem sie verzweigte Stolonen treiben, an welchen sich die Knospen bilden, welche wiederum Geschlechtsstoffe produziren, während solche der aus Eiern entstandenen Generation fehlten. Ich glaube, dass aus den im Herbste entstandenen Knospen bereits im nächsten Frühjahre geschlechtsreife Thiere geworden sind, die im Sommer sterben

[1]) Nach mündlicher Mittheilung des Herrn Dr. Gräffe. Ich selbst hatte leider nie Gelegenheit im Herbste mich an einem Orte aufzuhalten, an dem sich Clavelinen finden.

müssen. Ist das richtig, so läuft der Entwicklungscyklus in einem Jahre ab. —

Die vorliegende Abhandlung theilt sich in zwei Abschnitte. In dem ersten werden die Beobachtungen mitgetheilt und nur einige Schlussfolgerungen daran geknüpft, zu denen die gewonnenen Thatsachen unmittelbar führen; in dem zweiten sollen Fragen allgemeineren Inhaltes behandelt werden, die aber doch mit den Resultaten des ersten Theiles in innerem und nothwendigem Zusammenhange stehen.

Der Entwicklungsgang der Ascidien lässt drei äusserlich scharf markirte Perioden erkennen. Erstlich die Embryonalentwicklung bis zur Sprengung des Follikels durch den Embryo, zweitens das freischwimmende Larven Stadium bis zur Festheftung, drittens endlich die rückschreitende Metamorphose der festgesetzten Larve.

Die beiden letzten Abschnitte des Entwicklungslebens können zusammen als Postembryonalentwicklung dem ersten entgegengestellt werden.

Doch will ich gleich hier erwähnen, dass auf die Organologie die Eintheilung in drei Perioden nicht scharfe Anwendung finden kann, weil in der Entwicklungszeit der einzelnen Organe eine bedeutende Variabilität zu erkennen ist, so dass man Embryonen finden kann, die bereits Organe entwickelt zeigen, die im allgemeinen noch im freischwimmenden Stadium fehlen.

I. Die Embryonalentwicklung.

Erste Entwicklungsperiode.

Die Furchung.

Ich beginne die Darstellung der Entwicklung von Clavelina mit der Beschreibung der Furchung, weil es mir nicht gelang, die Bildung von Polzellen und den Vorgang der Befruchtung zu beobachten. Ich kann auch gar nicht glauben, dass überhaupt Richtungskörperchen ausgestossen werden, weil sie sich sonst zwischen dem Blastoderm und dem Follikel müssten nachweisen lassen. Freilich erschweren die Tastazellen die Beobachtung ausserordentlich.

Die Furchung verläuft nun keineswegs so regelmässig, wie man es allgemein anzunehmen geneigt ist, und es ist äusserst

interessant zu beobachten, wie hier die Furchung und die Bildung der beiden primären Keimblätter in Einen Prozess zusammengezogen sind.

Durch eine kreisförmige Einschnürung theilt sich das Ei in zwei Furchungskugeln (A und B, Fig. 1) von gleicher Grösse. In vielen Fällen schien es mir, dass die Einschnürung an dem einen Pole rascher vorschreite als an dem andern, doch konnte ich mich nicht überzeugen, dass dadurch eine bestimmte Körperregion des älteren Embryos gekennzeichnet würde. Wenn ich nun gleich vorausschicke, dass die beiden ersten Furchungszellen das Material zum Aufbau je einer der bilateralsymmetrischen Körperhälften liefern, so ergiebt sich, dass an dem ersten Stadium der Furchung eine Orientirung über vorn und hinten des Embryo nicht möglich wurde und sich ebensowenig die spätere Rücken- oder Bauchseite feststellen liess.

Die zweite auf der ersten senkrecht stehende Furchungsebene zerlegt den Keim in vier Zellen, in zwei grössere (A_2 und B_2) und zwei kleinere (A_1 und B_1, Fig. 2). Dadurch erscheint die Anlage in der Richtung der ersten Axe polar differenzirt, und ich will hier gleich erwähnen — was sich weiterhin aus der Vergleichung der Abbildungen ergeben wird —, dass die kleinen Zellen den vorderen, die grösseren den hinteren Körpertheil zu bilden bestimmt sind.

Figur 3 stellt das vierzellige Stadium von der linken Seite gesehen dar. Die Figuren 5, 6, 7, 10 auf Tafel I und Fig. 13 auf Tafel II sind in derselben Stellung gezeichnet, so dass durch ihre Vergleichung der Furchungsprozess leicht verständlich werden muss.

Von jetzt ab theilen sich die Zellen nicht mehr gleichzeitig, vielmehr tritt die dritte Furche, zu den beiden ersten senkrecht gestellt, zuerst an den beiden kleineren Zellen auf, während die beiden grösseren zwar ein wenig in die Länge gezogen, noch aber ohne Andeutung einer Einschnürung zu sehen sind (Fig. 4). Die Theilung schreitet am vorderen Pole vor, während sie am hinteren Körperende unter ganz ähnlicher Bildung von hellen biscuitförmigen Kernfiguren nachfolgt (Fig. 5 und 6).

Während aber die zwei vorderen und kleineren Zellen in vier gleich grosse Theile sich furchen, zerfallen die hinteren und grösseren in ungleiche Stücke und zwar in der Art, dass je das kleinere die Dimensionen der vier vorderen Furchungskugeln hat. Der

Zellhaufen setzt sich also aus Zellen von zweierlei Grösse zusammen, aus 6 kleineren und zwei grösseren.

Ist nun die Achttheilung vollendet, so gewinnen die Zellen die Lagebeziehung zu einander, die in Fig. 7 wiedergegeben ist. Durch die Pfeile werden die aus Einer Embryonalzelle stammenden Produkte verbunden und lassen sich also leicht auf Fig. 3 und Fig. 1 zurückführen.

In Fig. 8 ist dieses Stadium von der Seite der grossen Zellen aus gesehen, in Fig. 9 von vorn aus betrachtet gezeichnet. Die strenge bilaterale Symmetrie ist nicht zu verkennen. Dadurch nemlich, dass die Zellen verschiedene Grösse besitzen, ist es möglich, schon im Stadium von acht Furchungskugeln noch die dritte Körperaxe zu fixiren und durch alle folgenden Entwickelungsstadien festzuhalten.

Es differenzirt sich jetzt eine Rücken- und Bauchseite, und zwar wird letztere durch die Lage der beiden grossen Zellen (a_2 und b_2) bestimmt, die das hintere Ende der Bauchfläche einnehmen. Die dritte Furchungsebene hat ausserdem noch eine erhöhte Bedeutung dadurch, dass durch sie die Zellen, welche die beiden Keimblätter bilden sollen, zur Sonderung gelangen. Auf dem vierzelligen Stadium vereinigt eine jede Furchungskugel noch die Bildungssubstanz beider Keimblätter; auf der achtzelligen Entwicklungsstufe finden sich vier ventral gelegene Zellen — zwei grössere hintere und zwei kleinere vordere —, die das äussere, ektodermale Keimblatt bilden und vier gleich grosse dorsale Zellen, die, soweit sich dies mit Sicherheit beobachten lässt, ausschliesslich in die Bildung des Entoblastes und der Chorda aufzugehen scheinen. Doch muss ich hervorheben, dass ich zwischen den einzelnen Furchungskugeln keine Strukturverschiedenheiten wahrnehmen konnte, welche die Zellen schon auf diesem Furchungsstadium als zu verschiedenen Blättern gehörend gekennzeichnet hätten. Vielmehr beruht die oben ausgesprochene Ansicht auf der Beobachtung des kontinuirlichen Entwicklungsganges vom acht- zum 16zelligen Stadium, in welchem die Elemente bereits einen differenten Bau erkennen und deutlich das Keimblatt bestimmen lassen, zu welchem sie gehören.

Ich will nun nochmals das bisher Gesagte zusammenfassend, hervorheben, dass sich die bilateral-symmetrischen Körperhälften des Thieres bis auf das erste Furchungsstadium zurückverfolgen lassen, während Vorn und Hinten erst im Viererstadium zu erkennen sind, Bauch und Rücken endlich am achtzelligen Furchungs-

haufen zugleich mit den beiden primären Keimblättern zur Differenzirung gelangen.

Das sechzehnzellige Stadium wird nun nicht durch gleichzeitige Theilung der acht Zellen erreicht, sondern es furchen sich die Zellen paarweise nach einander, in der Weise, dass nie die bilaterale Symmetrie gestört wird. Zuerst theilen sich die vorderen, kleineren ventralen Zellen (a_1 und b_1, Fig. 10); dann sehr bald die vorderen dorsalen (α_1 und β_1). Bei der Betrachtung vom Rücken (Fig. 12) sieht man dieselben eben in Theilung begriffen, während die hinteren noch ungefurcht erscheinen. In Fig. 11 ist das unmittelbar vorhergehende 10er Stadium von der dorsalen Seite gezeichnet. Die vier hinteren Zellen — zwei ektodermale ventrale und zwei entodermale dorsale — theilen sich fast gleichzeitig, so dass auf das zwölfzellige Furchungsstadium (Fig. 12) sehr bald das sechzehnzellige folgt, das Fig. 13 auf Tafel II von links betrachtet wiedergiebt.

Zweite Entwicklungsperiode.

Die Gastrulation.

Sobald sechzehn Furchungskugeln gebildet sind, beginnen dieselben sich ein wenig gegeneinander zu verschieben und abzuflachen, so dass zwei aufeinander gepresste Zelllagen entstehen, von denen sich jede aus acht Zellen zusammensetzt. Gleichzeitig treten Verschiedenheiten im Plasma der Zellen auf, die die Auffassung der beiden Schichten als primäre Keimblätter rechtfertigen. Die acht dorsalen Zellen sind gelblich gefärbt und besitzen einen kleineren Kern, die acht ventralen sind durch ihre hellere Färbung leicht kenntlich. Erstere stellen den Entoblast, letztere den Ektoblast dar. Obwohl ich die Herkunft einer jeden der sechzehn Zellen feststellen konnte, war es mir doch nicht möglich, Strukturverschiedenheiten zwischen den einzelnen Zellen schon in früheren Furchungsstadien zu erkennen und mit der später erfolgenden Keimblätterbildung in Zusammenhang zu bringen.

In Fig. 14 ist das eben besprochene Stadium von der entodermalen, in Fig. 15 von der ventralen Seite gezeichnet, so dass eine Orientirung über das erste Auftreten der beiden Blätter leicht möglich sein wird. Wenn in Fig. 13 die Zellen ganz besonders durch ihre Kugelform im Vergleiche zu den folgenden Stadien sich

auszeichnen, so muss ich bemerken, dass dies künstlich hervorgerufen ist, indem die Furchungszellen die Eigenthümlichkeit haben, selbst bei schwachem Drucke unter dem Deckgläschen sehr bald ihre Formen allseitig abzurunden.

Die nun folgenden Zelltheilungen habe ich nicht vollkommen genau verfolgt. Für's Erste bietet ohnehin nur die dorsale Entoblastseite Interesse, weil die Mutterzellen eines neuen Organes als solche kenntlich werden. In Fig. 16 ist das folgende Stadium von 14 Entodermzellen abgebildet, und es sind durch Pfeile die Zellen gleicher Herkunft mit einander verbunden. Es wird also die Zurückführung auf die in Fig. 14 wiedergegebenen Verhältnisse ohne Weiteres durch Vergleichung der beiden Abbildungen möglich sein.

Die beiden hintersten entodermalen Zellen, die aus dieser neuen Theilung hervorgegangen sind und je einer Körperhälfte angehören, bilden weiterhin die Chorda, die sich aus zwei Zellstreifen zusammensetzt (*ch* Fig. 16).

In der folgenden Entwicklungsperiode kommt durch einen Prozess, der zwischen Invagination und Umwachsung die Mitte hält, die Gastrula zur vollkommenen Ausbildung, freilich nicht ohne dass gleichzeitig in ihr die Anlage eines Organes, der Chorda, deutlich erkennbar wäre.

In Fig. 17 ist ein weiteres Gastrulastadium im optischen Querschnitt gezeichnet, damit die bilaterale Symmetrie anschaulich gemacht werde. Der Embryo beginnt nun sich stärker zu krümmen, so dass die vorhin noch konvex erscheinende Rückenfläche konkav geworden ist (Fig. 18). Auch hier scheint wie bei Amphioxus der Entoblast das aktive Element zu sein, und man erkennt deutlich die Gestaltveränderungen der Entodermzellen, welche die Krümmung bedingen. Gleichzeitig vermehren sich die Zellen und namentlich die Ektodermzellen, die immer flacher werden und nach dem Rücken zu vorwachsen. Der Gegensatz zwischen Vorn und Hinten des Embryo prägt sich immer mehr aus (Fig. 19), was leicht am optischen Längsschnitt kenntlich wird.

Durch die Krümmung der beiden Keimblätter und das Vorwachsen des Ektoderms gewinnt der Blastoporus, der ursprünglich die ganze Rückenfläche einnimmt, eine bestimmte herzförmige Gestalt, die bei der Rückenansicht des Embryo zu sehen ist (Fig. 20). Am hinteren Ende des Gastrulamundes sind die beiden obersten Entodermzellen einander genähert zu sehen; es sind das die beiden hinteren Polzellen der Chorda. Ich will nun gleich hier bemerken, dass es mir bei der unvollkommenen Durchsichtig-

keit des lebenden Objektes nicht gelungen ist, die folgenden Zelltheilungen genau zu verfolgen. In Folge dessen bin ich auch nicht in der Lage, mit Sicherheit anzugeben, ob die beiden Chordastreifen jederseits nur aus der hinteren Polzelle hervorgehen, oder ob mit dem Schliessen des Blastoporus noch neue Entodermzellen, von den beiden Seiten her gegen die dorsale Mittellinie sich vorschiebend, zu Chordazellen werden.

So weit meine Beobachtungen reichen, bin ich geneigt, letztere Annahme für die richtige zu halten, und ich habe sie auch im Folgenden bei der Vergleichung mit der Chordaentstehung des Amphioxus festgehalten.

Ueber den allmähligen Verschluss des Blastoporus will ich mich kurz fassen. Wurde doch erst vor Kurzem diese Frage von Metschnikoff (Nr. 42) eingehender erörtert und ich kann seine Beobachtungen über das ungleichmässige Vorwachsen der verschiedenen Ränder des Gastrulamundes nur bestätigen.

Der Verschluss des Gastrulamundes erfolgt von vorn nach hinten zu und gleichzeitig wachsen die seitlichen Ränder vor. In der letzteren Richtung überwiegt die Wachsthumsgeschwindigkeit, so dass auf späteren Stadien der Blastoporus verhältnissmässig mehr in die Länge gezogen erscheint (Fig. 24). Es rührt dies daher, weil der hintere Rand desselben für's Erste sich nicht nach vorn zu schliesst, somit also der Verschluss nur von der vorderen Seite aus erfolgt, während in der Richtung der Queraxe beide seitlichen Ränder vorwachsen. Zur besseren Veranschaulichung des allmähligen Verschlusses des Gastrulamundes habe ich in Fig. 23 noch zwei spätere Schliessungsstadien eingezeichnet, die mit bl_1, und bl_2,, bezeichnet sind.

Auch beim Amphioxus hat Hatschek die Beobachtung gemacht, dass der Vorderrand des Gastrulamundes sich nach hinten zu schliesst, während die hintere Lippe unverändert bleibt. Bei Clavelina kann ich nur darin die Ursache des ähnlichen Verhaltens erblicken, dass im hinteren Blastoporusrande die erste Andeutung des Nervenrohres auftritt (Fig. 23). Das Wachsthum des hinter dem Gastrulamunde gelegenen Ektodermfeldes äussert sich nämlich in der Bildung einer median verlaufenden seichten Rinne, die nach vorn in den Blastoporus übergeht.

Zur besseren Veranschaulichung der Bildung der Gastrula habe ich noch einige Figuren gezeichnet, die den Embryo im optischen Quer- und Längsschnitt zeigen. In Fig. 21 zeigt sich ein Querschnitt, der eine bereits ansehnliche Gastrulahöhle mit noch wei-

tem Blastoporus aufweist. Der streng bilaterale Bau des Embryo ist ersichtlich. In Fig. 22 ist der optische Schnitt durch einen etwas älteren Embryo bei seitlicher Ansicht abgebildet. Die Orientirung ist dieselbe wie in Fig. 19. Der Blastoporus erscheint verengt; die Gastrulahöhle ist ebenfalls enger geworden und erstreckt sich nach vorn hin. Der Gegensatz zwischen dem vorderen und hinteren Körperende ist noch viel merklicher geworden als in dem in Fig. 19 dargestellten Stadium. Die hinterste dorsale Entodermzelle (*ch*) ist die eine der beiden Polzellen der Chorda. —

Figur 25 auf Taf. III zeigt einen etwas älteren Embryo als der in Fig. 24 gezeichnete im optischen Durchschnitt vom hinteren Körperende aus gesehen. Im vorderen Theile erscheinen die beiden Keimblätter bereits vollkommen geschlossen und die Gastrulahöhle als ein schlitzförmiger Spaltraum. Die Ektodermzellen sind dorsal, vor dem Blastoporus am höchsten, fast cylinderförmig; die seitlich gelegenen erscheinen stark abgeflacht. — Ueber den dorsalen Entodermzellen ist der scharfe Kontour des hintersten Körperendes eingezeichnet, der die rinnenförmige Einstülpung des hinter dem Blastoporus gelegenen Abschnittes kenntlich macht.

Dritte Entwicklungsperiode.

Die Bildung der Chorda, des Nervenrohres und des Mesoderms.

Der hintere Körperabschnitt beginnt in die Länge zu wachsen; so erhält der Embryo eine birnförmige Gestalt (Fig. 29 u. 31). Ueberhaupt betreffen die nächsten Entwicklungsvorgänge fast ausschliesslich den hinteren Körpertheil und zwar vorwiegend den Rücken, an welchem Chorda und Nervenrohr zur Ausbildung gelangen, während an der Bauchseite in dieser und der folgenden Entwicklungsperiode kein neues Organ auftritt.

Es wird angezeigter sein, von nun an nicht mehr die einzelnen auf einander folgenden Stadien einfach zu beschreiben, sondern die verschiedenen Organe nacheinander in ihrer Entwicklung zu verfolgen.

Die Chorda.

Ich beginne mit dem zuerst auftretenden Organe: der Chorda. Bereits oben habe ich erwähnt, dass die beiden hintersten

dorsalen Entodermzellen zuerst als Chordazellen zu erkennen sind (Fig. 20). Mit der Verengung des Gastrulamundes erscheinen zu beiden Seiten desselben immer mehr die Chorda bildende Zellen. In Fig. 23 finden sich jederseits zwei, in Fig. 24 bereits jederseits vier Chordazellen, die nach vorn und ventralwärts in die den Darm bildenden Entodermzellen übergehen.

Wenn der Blastoporus zu einer feinen Oeffnung geworden ist, so sind die vor ihm gelegenen Zellen der beiden Chordastreifen dorsal bereits aneinandergerückt (Taf. III, Fig. 26) und stellen die aus zwei Zellreihen bestehende Chorda dar. Auch hinter und neben dem Blastoporus liegen noch die beiden vorhin als Polzellen der Chorda bezeichneten Elemente (Fig. 27), die nach gänzlichem Schwunde des Urmundes (Fig. 28) die hinteren Schlussstücke der Chorda bilden.

Es hängt somit die Bildung der Chorda eng mit der Art und Weise des Verschlusses des Blastoporus zusammen, und das Stützorgan entwickelt sich aus den beiden Chordastreifen ähnlich wie bei Amphioxus von vorn nach hinten zu. Dass bei der Ansicht vom Rücken zuerst die hintersten Zellen der beiden Chordastreifen sichtbar werden hängt wieder mit der Form des Blastoporus zusammen.

Ursprünglich gehen die Chordazellen auf dem optischen Längsschnitt nach vorn zu kontinuirlich in die darmbildenden Entodermzellen über (Fig. 26). Bald aber beginnen sie sich von diesen deutlich abzusetzen (Fig. 27) und das Darmblatt fängt an, am vorderen Ende der Chorda ventralwärts unter dieser fort zu wachsen (Fig. 28), so dass endlich die Chorda zu einem vollkommen isolirten Gebilde geworden ist, dass sich aus zwei Zellreihen zusammensetzt (Fig. 29 u. 30; 87 und 89).

Anfänglich erscheint die Chorda so ziemlich gerade gestreckt (Fig. 27); später, wenn die Nervenrinne über ihr in Bildung begriffen ist, krümmt sie sich konkav gegen den Rücken (Fig. 28 und 29).

Sobald die Nervenrohrbildung im Bereiche der Chorda ihren Abschluss gefunden hat, wird diese auch wieder zu einem gerad gestreckten Doppelzellstrang (Fig. 31). Uebrigens beginnen auf diesem und schon auf dem vorhergehenden Stadium die Chordazellen sich gegeneinander zu verschieben, in der Tendenz, sich zu einem einfachen Zellstrang umzubilden.

Das Nervenrohr.

Im vorhergehenden Abschnitte habe ich bereits erwähnen müssen, dass die hintere Lippe des Blastoporus nicht nach vorn zu vorwächst, weil an ihr die Bildung der Primitivrinne sich einleitet (Fig. 26). Nach vorn zu geht die Rinne in den Blastoporus über. Mit dem Verschlusse desselben rückt die Bildung des Nervenrohres in der dorsalen Medianlinie nach vorn zu immer mehr vor (Fig. 28 u. 29), so dass im hinteren Körpertheile bereits ein vollständig geschlossenes Rohr vorhanden ist, während im Vordertheile noch eine weite muldenförmige Vertiefung der entsprechenden Ektodermpartie zu erkennen ist. Der Bereich des Rückens des Embryo, der sich an der Bildung des Centralnervensystems betheiligt, ist in Fig. 30 gut zu sehen. Fig. 31 zeigt auf einem scharf eingestellten optischen Schnitte im Bereiche der Chorda das Nervenrohr bereits vollständig gebildet.

Eine oberflächliche Orientirung über den Verlauf der Entwicklung der Primitivrinne ist schon an optischen Querschnitten möglich. Fig. 43 stellt einige optische Durchschnitte durch den Rückentheil eines etwas älteren Embryo als der in Fig. 31 abgebildete dar. *A* zeigt in der Nähe des hinteren Körperendes das Nervenrohr bereits allseitig geschlossen. *B* stammt aus der vorderen Körperregion und zeigt das Centralnervensystem als eine gegen den Rücken konkav gekrümmte Platte, die aber von der ektodermalen Körperschicht vollständig bedeckt ist. *C* endlich stellt einen optischen Schnitt durch den vordersten Körpertheil dar, auf welchem die Primitivrinne in der That noch eine muldenförmige Einstülpung der äusseren Körperschicht ist. *D* stammt aus der vorderen Region eines etwas älteren Embryo und zeigt die Umbildung der Nervenplatte zu einem Rohr.

Ein genaueres Eingehen auf die Entstehung des Nervenrohres aus der dorsalen Ektodermfurche fordert die Anfertigung von Querschnitten, an denen gleichzeitig die Bildung des mittleren Keimblattes studirt werden kann. Die auf diese Weise gewonnenen Bilder zeigen eine bedeutende Aehnlichkeit mit den von Kowalewsky und Hatschek über die Entwicklung des Nervensystems bei Amphioxus veröffentlichten Befunden. In beiden Fällen rückt der dorsale median gelegene Zellstreif des Ektoderms als Medularplatte in die Tiefe und die Hautschicht schliesst sich über ihm, bevor noch die Umbildung der Zellplatte zu einem Rohre erfolgt ist.

Führt man durch den Rückentheil der mittleren Körperregion

eines Embryo, der ungefähr die Ausbildung des in Fig. 28 abgebildeten hat, einen Querschnitt, so sieht man, dass es drei Zellen sind, welche als Medullarplatte in die Tiefe gerückt sind (Fig. 84). Die darüber liegende ektodermale Leibeswand ist noch nicht geschlossen.

Der Verschluss ist vollkommen vor sich gegangen am Hinterende eines nur wenig älteren Embryo, und ein Querschnitt zeigt die Medullarplatte als ein nach dem Rücken offenes Halbrohr, über welchem die äussere Leibesschicht kontinuirlich hinwegläuft (Fig. 89). Das Bild zeigt, dass die Krümmung der Medullarplatte durch eine durch Zelltheilung hervorgerufene Flächenvergrösserung bedingt ist, und zwar ist es die ventrale Zellreihe, welche sich zuerst theilt. Ein Querschnitt endlich durch das Hinterende eines Embryo auf dem in Fig. 31 abgebildeten Stadium, lässt das Centralnervensystem als vollkommen geschlossenes Rohr erkennen (Fig. 86). Wie bereits erwähnt, finden wir dieselben Vorgänge bei der Nervenrohrbildung im vorderen Körpertheile älterer Embryonen wie in der hinteren Leibesregion jüngerer Stadien.

Auf einem Querschnitt durch den Vordertheil eines in Fig. 31 abgebildeten Stadiums zeigt sich ähnlich wie in Fig. 84 die Medullarplatte bei noch offenem Rücken schwach gekrümmt (Fig. 81). Die ektodermale Körperschicht beginnt aber von beiden Seiten her die Medullarplatte zu überwachsen. Querschnitte endlich durch den Vorderkörper noch älterer Embryonen (Fig. 85) zeigen auch da bereits das Nervenrohr ausgebildet und darüber die Hautschicht verwachsen. Interessant ist es, dass die Verwachsungsstelle noch eine Zeit lang als solche zu erkennen ist.

In Fig. 79 ist ein Querschnitt durch den vorderen Körpertheil eines Embryo abgebildet, der in der Ausbildung zwischen den beiden in 35 und 37 abgebildeten Stadien steht. Abnormer Weise ist hier das Nervenrohr noch nicht fertig gebildet und stellt sich noch aus drei grossen Zellen zusammengesetzt dar. In Fig. 82 und 83 sind zwei Querschnitte abgebildet, welche das Nervenrohr bereits geschlossen, aber nur aus vier Zellreihen zusammengesetzt erkennen lassen. —

Während dieser Entwicklungsperiode bleibt das Nervenrohr stets an seinem vordersten Ende offen und kommunizirt mit der Aussenwelt.

Das Mesoderm.

Ich kann die Darstellung meiner Beobachtungen über die Bil-

dung des mittleren Keimblattes nicht beginnen, ohne einige wenige Worte über die wichtigsten früheren Arbeiten vorauszuschicken, in welchen auf die Entstehung des Mesoderms Rücksicht genommen wurde.

Kupffer (No. 40) war der erste, der über die Herkunft der zwischen Darmtraktus und äusserer Leibesschicht gelegenen Zellen genauere Mittheilungen machte. Nach ihm besteht das Blastoderm — bei Ascidia canina — unmittelbar vor der Einstülpung aus einer mehrschichtigen Zellenmasse mit sehr kleiner Furchungshöhle. Somit liegen nach der Einstülpung zwischen den beiden primären Keimblättern bereits Zellen, die im weiteren Entwicklungsverlaufe an dem Aufbaue von bestimmten Organen sich mit betheiligen (p. 130). Weiterhin beschreibt Kupffer, dass die ursprüngliche Darmwandung frühzeitig mehrschichtig würde (p. 136), und dass aus der äussersten Schicht des Darmsackes die die Leibeshöhle ausfüllenden Zellen entstünden, welche das Material für Herz und Blutelemente lieferten (p. 142). Darnach würde sich das Mesoderm zum Theil aus gewissen Furchungskugeln direkt ableiten lassen, zum Theil aus dem inneren Keimblatt entspringen. —

Kowalewsky hat in seiner zweiten Arbeit die Mesodermfurche schärfer behandelt (No. 30), und Metschnikoff hat sich ihm nach einigen Kontroversen [1]) in den wesentlichsten Punkten angeschlossen. Nach diesen Beobachtungen ist das Mesoderm entoblastischen Ursprunges und besteht aus zwei symmetrisch gelegenen Zellstreifen, die im Vordertheile des Larvenkörpers mehrschichtig, im Schwanztheile nur einschichtig und drei Zellen breit sind. Die vorderen Mesodermzellen lösen sich bald aus ihrem Zusammenhange, runden sich ab und werden zu Blutkörperchen; die hinteren, im Schwanz gelegenen bilden sich zu quergestreiften Muskelzellen aus.

Van Beneden (No. 2) hat neuerdings das erste Auftreten des Mesoderms auf paarige Ausstülpungen des Entoderms zurückzuführen versucht, um so die Ascidien den von den Brüdern Hertwig als Coelomaten vereinigten Thierstämmen beifügen zu können. Leider hat van Beneden es bisher unterlassen, uns mit einer ausführlichen, mit überzeugenden Abbildungen versehenen Publikation zu beschenken.

---

[1]) Eine Zeit lang glaubte Metschnikoff an eine Spaltung des Keimstreifens in Nerven- und Muskelanlage.

Meine eigenen Beobachtungen bestätigen im Wesentlichen die Angaben Kowalevskys und van Benedens über den paarigen, entodermalen Ursprung des mittleren Keimblattes. Das Auftreten des Mesoderms hängt eng mit der Bildung der Chorda und des Nervenrohres zusammen.

In Fig. 25 zeigt der optische Querschnitt das innere Keimblatt kontinuirlich geschlossen. Sobald nun in der Medianebene die Nervenrinne sich bildet, werden die darunter liegenden oben als Chordazellen bezeichneten Entodermzellen aus dem Zusammenhange der übrigen beiderseits herausgerissen und ventralwärts vorgeschoben. So erscheint also die Chorda auf dem Querschnitt (Fig. 89) von beiden Seiten und ventral von einem einschichtigen Kranz von Entodermzellen eingeschlossen, der nur dorsal offen ist. Diese offene Stelle aber wird durch die Medullarplatte und später durch das Nervenrohr geschlossen. Die beiden die Chorda seitlich begrenzenden entodermalen Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Körperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen.

In Fig. 28 und 29 ist zu erkennen, wie im vorderen Abschnitt der Chorda das den Darm bildende Entoderm ventral von der Chorda nach hinten und von den beiden Seiten gegen die Mitte zu wachsen beginnt, bis es zu einem allseitig geschlossenen Sacke geworden ist, der sich nach hinten zu in einen aus zwei Zellreihen bestehenden Zipfel auszieht (Fig. 31 und 32 *d*).

Auf diese Weise sind die beiden die Chorda seitlich begrenzenden Zellstreifen im vorderen Abschnitte aus dem direkten Zusammenhange mit dem ventralen Theile des Entoderms, der sich hier inzwischen — wie bereits erwähnt — zu einer Zellblase geschlossen hat, losgelöst worden. Gleichzeitig haben sie sich durch Theilung rasch vermehrt, so dass man auf dem Querschnitte durch die vordere Körperregion eines Embryo, der ein wenig weiter entwickelt ist als der in Fig. 31 abgebildete, ein Bild erhält, das in Fig. 87 gezeichnet ist.

Im hinteren Körperabschnitte besteht das Entoderm nur aus zwei Zellreihen, die ventral von der Chorda verlaufen, während die beiden seitlichen, aus je drei Zellreihen bestehenden Streifen zur Muskulatur werden und stets einschichtig bleiben (Fig. 86).

Während wir in Bezug auf das Nervenrohr gefunden haben, dass die Bildung hinten beginnt und nach vorn zu vorschreitet, so dass also im Vordertheile älterer Embryonen die Verhältnisse zu beobachten sind, die im Hinterende jüngerer Entwicklungs-

stadien angetroffen wurde, zeigt sich in Bezug auf die Entwicklung des mittleren Keimblattes gerade das Umgekehrte, und es lassen die Querschnitte durch das Schwanzstück eigentlich direkt auf die Genese des mittleren Keimblattes schliessen. Hier bleiben stets Mesoderm- und Entodermelemente zu Einer Schicht verbunden.

Zur besseren Veranschaulichung habe ich noch in Fig. 30 einen jungen Embryo (von gleicher Entwicklung wie der in Figur 31 gezeichnete) vom Rücken aus abgebildet. Besonders deutlich ist das Verhältniss von darmbildendem Entoderm zu den seitlichen muskelbildenden Streifen.

Bemerkungen zur dritten Entwicklungsperiode.

Die eben beschriebenen Entwicklungserscheinungen bei Clavelina stimmen in den wichtigsten Punkten mit Kowalewskys und Metschnikoffs letzten Beobachtungen an Ascidia mammillata überein und stehen oft in grellstem Widerspruch zu den von Kupffer (No. 40) über Ascidia canina veröffentlichten Befunden.

Die Differenzpunkte betreffen die Beziehung der Organe des Embryo auf die Axen der Gastrula. Kowalewsky gab in seiner ersten Arbeit (No. 29) an, dass der Gastrulamund sich wahrscheinlich schliesst, dass aber an derselben Stelle die Analöffnung entstehe. Metschnikoff hielt die Ascidiengastrula für eine orale. Kupffer kam zur Ueberzeugung, dass der Gastrulamund sich schliesst und der Mund an einer anderen Stelle entstehe. Nach ihm bestimmt aber ebenfalls der Blastoporus den vorderen Körpertheil des späteren Embryo, und der Schwanz wächst am entgegengesetzten Ende hervor.

Dem widersprach Kowalewsky in seiner berühmten zweiten Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien (No. 30), und auch Metschnikoff schloss sich ihm später an (No. 44).

Der Gastrulamund liegt dorsal und bezeichnet das hintere Ende des Körpers; durch ihn kommunizirt die Urdarmhöhle mit dem hinteren Ende des Nervenrohres. In nächster Nähe des Blastoporus wächst der Larvenschwanz hervor, nicht unter einem spitzen Winkel, sondern gerade aus, um sich sehr bald ventralwärts zu krümmen.

Ich habe dieser Zurückführung des Larvenkörpers auf die Regionen der Gastrula nur beistimmen können. Es hat sich ge-

zeigt, dass die Nervenfurche zwar auch dorsal, aber zuerst hinter dem Blastoporus aufzutreten beginnt und in der Medianebene nach vorne zu vorschreitet. Die Kommunikation zwischen Gastralhöhle und Nervenrohr durch den Blastoporus schwindet sehr bald, weil der Gastrulamund sich vollständig schliesst. — Die Chorda liegt vor dem Blastoporus, nur die hintersten Polzellen begrenzen ihn, wenn er zu einer feinen Öffnung geworden ist, noch seitlich.

Kupffer erkennt erst mit dem Auftreten der Rückenfurche den jungen Embryo als bilateral symmetrisch gebaut (No. 40 p. 136); bei Clavelina liess sich der Nachweis der Bilateralität des Embryo vom Stadium der acht Furchungskugeln an führen und auch weiterhin festhalten. —

Wir haben in diesem Kapitel die Entwicklung bis zu einem in Fig. 31 abgebildeten Stadium verfolgt, auf welchem Nervenrohr, Chorda, Darmsack und zwei paarige Mesodermstreifen als deutlich gesonderte Theile zu erkennen sind, welche vom ektodermalen Hautepithel allseitig umschlossen werden. Dieses letztere hat nur eine Öffnung, die in das Nervenrohr führt, das in einem früheren Stadium mit der Darmhöhle kommunizirte. —

Ich kann diesen Abschnitt nicht beschliessen, ohne einige Bemerkungen über die allgemeine Körperform dieses Larvenstadiums hinzuzufügen, auf welche wir späterhin noch werden zurückkommen müssen, wenn wir an die Erörterung der Verwandtschaftsverhältnisse der Ascidien herantreten.

Es betrifft dies nemlich die Frage der horizontalen Gliederung des Ascidienembryo. Niemand wird anstehen, einen Embryo, der in Fig. 31 abgebildet ist, als ungegliedert zu bezeichnen. Und doch kann ein fundamentaler Unterschied im Baue dieses Stadiums und einer geschwänzten Larve, bei welcher man den Versuch, eine Segmentirung nachzuweisen, mehr als einmal unternommen hat, nicht aufgefunden werden. Ich werde im nachfolgenden Kapitel zu zeigen haben, dass auch der Larvenschwanz mit allen seinen Theilen bereits in dem eben erwähnten embryonalen Stadium präformirt ist und nur durch das kolossale Längenwachsthum des hinteren Körperabschnittes zu dem charakteristischen Ruderorgan sich ausbildet, so dass schliesslich bei der flüchtigsten Betrachtung ein vorderer Körperabschnitt von einem hinteren sich äusserlich schon unterscheiden lässt. Demnach lässt sich behaupten, dass der hintere Leibesabschnitt nicht erst durch Wachsthum oder eine Art Knospung aus dem vorderen hervorgeht, sondern

dass das gesammte embryonale Bildungsmaterial der Gastrula in zwei Theilen sich anordnet.

Ganz ähnliche Beobachtungen sind an Mollusken, Würmern und selbst Krustaceen (Grobben No. 16) gemacht worden, und man hat es nicht unterlassen (Hatschek No. 20), für alle Bilaterien eine hypothetische Stammform aufzustellen, bei welcher der Gegensatz von zwei Leibesabschnitten, die man als Kopf und Rumpf bezeichnen kann, bereits ausgeprägt war. Die gegliederten Bilaterien sind dann durch eine Art Knospung des zweiten Abschnittes aus der unsegmentirten Urform hervorgegangen. Demgegenüber ist die Beobachtung Hatscheks an Amphioxus zu beachten, welche konstatirt, dass das embryonale Material in eine grössere Anzahl homodynamer Segmente zerfällt, die also nicht erst durch sekundäre Wachsthumserscheinungen am hinteren Körperende zur Bildung gelangen.

Es wäre hier der ungeeignetste Ort, sich über die Bedeutung dieser entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen auszulassen; und ich will nur die beiden Körperabschnitte des Ascidienembryos mit den als Kopf- und Rumpfabschnitt bezeichneten Theilen der Bilaterienlarven vergleichen.

Eine flüchtige Betrachtung der zu vergleichenden Formen wird genügen, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass wir es mit Verschiedenheiten zu thun haben. Bei den Ascidien liegt im vorderen Abschnitte der ganze Darmtraktus und die Hauptmasse des Nervensystems; der hintere Theil wird durch den Verlauf der Chorda bestimmt, eines Organes also, das dem Vertebratenstamm allein zukommt [1]), und durch die beiden seitlichen Muskelstreifen, während ventral ein Entodermfortsatz sich erstreckt. Der erste Abschnitt, der Kopf der oben erwähnten Bilaterienlarven trägt ebenfalls den Centraltheil des Nervensystems und die Sinnesorgane, der Darmtraktus aber gehört dem Rumpftheile an, während die dem zweiten Ascidienabschnitte zukommenden Organe fehlen. Dies dürfte zur Annahme berechtigen, dass der Vortheil des Ascidienembryos dem Kopf plus Rumpf jener Larven entspricht, der Hintertheil aber eine diesem Thierstamme eigenthümliche Neubildung sei.

Dass die beiden Leibesabschnitte, Kopf und Rumpf, bei so stark cenogenetischer Entwicklung, wie sie bei unseren Ascidien stattfindet, zu einem Abschnitt zusammengezogen erscheinen, kann

[1]) Die neueren Versuche, bei Arthropoden und Würmern ein der Vertebraten-Chorda homologes Stützorgan nachzuweisen, kann ich nicht ernstlich nehmen.

unschwer vorgestellt werden. Einige Erwägung aber erfordert die Annahme des Auftretens eines neuen Körperabschnittes. Stellt sich dasselbe lediglich als eine Wiederholung des vorhergehenden dar, so ist die Schwierigkeit durch die Erklärung als Knospung des Rumpfes bei reicher Ernährung in rein morphologischem Sinne so gut wie gehoben. Wo aber, wie eben bei den Ascidien, ein ganz neuer, eigenthümlich organisirter Leibesabschnitt hinzutritt, wächst die Schwierigkeit, und es muss dafür ebenso nach einer Erklärung gesucht werden wie für den Zerfall der Gastrula in die beiden verschiedenen als Kopf- und Rumpfabschnitt bezeichneten Theile der Larven im weiteren Verlaufe der Entwicklung.

Wenn ich den zweiten Leibesabschnitt der Ascidienembryonen, der durch die Chorda bestimmt ist, als durchaus verschieden dem vorderen gegenüberstelle, könnte es scheinen, als ob ich die Verhältnisse bei Amphioxus nicht vergleichend in Erwägung gezogen hätte. Hier reicht nemlich die Chorda bis in den Kopf hinein, und wenn dieses Verhältniss das primäre wäre und auch bei den Ascidien ursprünglich stattgehabt hätte, würde die Auffassung des Hinterleibes als ein grundverschiedener Körperabschnitt hinfällig werden. Aber schon die Erwägung, dass Amphioxus darin zu allen andern Vertebraten im Gegensatze steht und gerade der Kopf im Anschlusse an die eigenthümliche Lebensweise im Sande am meisten degenerirt erscheint, wird zur Annahme berechtigen, dass auch das Auftreten der Chorda im Kopfe kaum auf ein ursprüngliches Verhältniss hinweist. Ausserdem scheinen mir Hatscheks Beobachtungen selbst (No. 19 p. 54) darauf hinzuweisen, dass die Chorda erst sekundär in den Kopfabschnitt hineingewachsen ist.

Uebrigens muss ich hier gleich erwähnen, was im letzten Kapitel des zweiten Theiles noch näher begründet werden wird, dass mir der Vorderabschnitt bei den Ascidien dem Kopfe plus erstem Ursegment des Amphioxus zu entsprechen scheint, während der Hintertheil den folgenden Ursegmenten zu vergleichen sein dürfte.

Ich will nun versuchen, in wenigen Worten auseinanderzusetzen, wie ich mir die Entstehung des zweiten Leibesabschnittes der Ascidien vorstelle. Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, die ich oben auseinandergesetzt habe, sind die Basis, auf welcher unsre folgenden Schlussfolgerungen ruhen.

So grundverschieden die beiden Körpertheile der Ascidien im späteren Embryonalleben sich auch zeigen, sind sie doch aus zwei wesentlich gleichen Abschnitten der Gastrula hervorgegangen. Und wenn wir nun bei Amphioxus finden, dass das Gastrulamaterial

in einen Kopfabschnitt und zahlreiche gleiche Segmente zerfällt, die phylogenetisch jedenfalls nur an einer ausgebildeten Form durch eine Art Knospung des zweiten Leibessegmentes entstanden sein konnten, werden wir uns fragen müssen, ob nicht auch die Ascidiengastrula so zu sagen eine stark cenogenetische ist und einen Abschnitt besitzt, der ihrer Stammform noch nicht zukam. Dass die ersten Entwicklungsvorgänge gerade sehr bedeutend modifizirt sind, habe ich bei der Beschreibung der beiden ersten Entwicklungsperioden mehr als einmal andeuten müssen, und wir haben im Allgemeinen gefunden, dass das Auftreten der verschiedenen Organe in eine sehr frühe Periode verschoben erscheint. Diesen Befunden würde nun auch die Annahme nicht widersprechen, dass sich bereits in der Ascidiengastrula ein Segment präformirt zeigt, das phylogenetisch erst von einer höher organisirten Stammform erlangt worden ist.

Diese Stammform wird einen Kopf und Rumpftheil besessen haben müssen, die den gleichbenannten Abschnitten der oben erwähnten Bilaterienlarven direkt zu vergleichen sind, in der Entwicklung der jetzt lebenden Ascidien aber zu dem Vordertheile des Ascidienleibes zusammengezogen erscheinen.

Der Rumpftheil erlangte, wie wir dies ja jetzt noch in der ontogenetischen Entwicklung vieler segmentirten Thiere und bei der künstlichen Theilung von segmentirten Würmern wiederfinden, die Fähigkeit, ein neues Segment zu knospen, das freilich ihm selbst im Wesentlichen gleichen musste. So denke ich mir die Stammform der Tunikaten, durch welche diese mit dem Amphioxus und den Vertebraten zusammenhängen und auf gegliederte Würmer hinweisen, aus einem Kopftheil und zwei darauf folgenden gleichen Segmenten zusammengesetzt. Das Nähere werde ich noch im zweiten Theile dieser Arbeit vorzubringen haben.

Jetzt also nur noch die Umbildung des neuentstandenen zweiten Rumpfsegmentes der Stammform zu dem eigenthümlich organisirten hinteren Leibesabschnitte des Ascidienembryo unter gleichzeitiger Verschmelzung des Kopfes und Rumpfes zu einem vorderen Abschnitte. Ich kann nur das frühzeitige Auftreten des hinteren Segmentes im Gastrulastadium während das Material für Kopf und Rumpf verschmilzt für die Ursache dieser Verhältnisse ansehen. Indem das erste Rumpfsegment noch auf embryonalem Stadium in innigste Beziehung zum Kopfe tritt, wird das zweite nothwendiger Weise sich anders entwickeln müssen. Dass es gerade einen Chordastrang zur Entwicklung bringt, dürfte wiederum

durch eine Eigenthümlichkeit in den ersten Entwicklungsvorgängen hervorgerufen worden sein. Wir haben oben erfahren, dass durch das frühzeitige Auftreten der Nervenrinne am hinteren Körperende die dorsalen Entodermzellen ventral herabgedrückt und zur Anlage des Chordastranges werden. Aus eben diesem Grunde kommt beim ausserordentlich raschen Längswachsthum das Darmrohr unterhalb der Chorda nicht mehr zur Ausbildung. Das Hinterende des Ascidienembryo ist entsprechend dem zweiten Rumpfsegment der Stammform die phylogenetisch jüngste Bildung und sollte auch in der ontogenetischen Entwicklung in der Ausbildung zurückbleiben.

Dadurch nun, dass gerade hier das Nervenrohr sich zu bilden beginnt, sind in dem noch mehr embryonalen Charakter zeigenden Hintertheile Veränderungen geschaffen worden, die, wenn die Nervenrinne bis in den älteren Vordertheil gerückt war, dort nicht mehr herbeigeführt werden konnten.

Vierte Entwicklungsperiode.

Die Periode der histologischen Differenzirungen.

Wir verliessen den birnförmigen Embryo auf einer noch ziemlich niederen Entwicklungsstufe (Fig. 31), auf welcher zwar Chorda, Darm, Nervenrohr und Mesoderm zur Sonderung gelangt sind, die sie zusammensetzenden Zellen aber fast durchaus noch embryonalen Charakter tragen und noch nicht die Form erlangt haben, die wir uns gewöhnt haben, für wesentlich zu halten, damit die betreffenden Funktionen ausgeübt werden könnten. Die Chordazellen allein dürften ihre Zusammengehörigkeit zu einem Stützorgan durch ihre Form beweisen.

Die Umformung der Zellen ist ein langwieriger Prozess, der bei den Ascidien in den allerersten Entwicklungsstadien sich einleitet und erst dann seinen Abschluss findet, wenn die bereits festgesetzte Larve ihre definitive Ausbildung erreicht hat. Nichtsdestoweniger scheinen mir in der jetzt zu besprechenden Entwicklungszeit die histologischen Differenzirungen ganz besonders lebhaft vor sich zu gehen, so dass ich die Wahl der vorgesetzten Ueberschrift für begründet halten muss. Wie sehr übrigens die histologischen Veränderungen mit einem Fortschritt in der gesammten Körperorganisation parallel gehen, wird die nachfolgende Beschreibung zeigen.

Die wichtigste Veränderung betrifft fürs Erste den hinteren Leibesabschnitt und beruht im Wesentlichen auf einem ausserordentlich raschen Wachsthum in die Länge unter gleichzeitiger Krümmung gegen die Bauchseite zu.

In Fig. 31 erscheint die Chorda noch gerade gestreckt und die Grenze der beiden Leibesabschnitte äusserlich nicht scharf markirt. Wächst nun der Hintertheil, so ist, da der Embryo vom Follikel dicht umschlossen wird, für eine Ausbreitung in einer Richtung hin nicht genügend Raum, und der vorwachsende Theil muss sich nothwendigerweise krümmen. Die Krümmung erfolgt nun in der Weise (Fig. 33), dass das hinterste Ende ventralwärts vorgeschoben wird. Mit dem Auftreten der Krümmung werden die beiden Abschnitte des Embryo auch äusserlich als solche kenntlich, und der Gegensatz wird immer schärfer, je mehr das Längenwachsthum des Hinterleibes zunimmt (vergl. die Fig. 34 bis 47).

Der als Schwanz bezeichnete hintere Abschnitt erreicht schliesslich eine Länge, welche die des vorderen um ein Mehrfaches übertrifft, so dass er den Vorderkörper vollständig umschlingt. Fast ausnahmslos wächst dabei das Hinterende des Schwanzes am Vordertheile des Embryo rechts vorbei (Fig. 38 und 39), nicht ohne gleichzeitig eine Drehung um seine Axe auszuführen. Dabei wird der dorsale, durch den Verlauf des Nervenrohres bestimmte Theil nach links gedreht (Fig. 39 und 80). Die Drehung des Schwanzes um seine Axe ermöglicht, wie später noch erörtert werden wird, die Ausbildung des vertikalen Flossensaumes, für den auf diese Weise vor dem dicht anliegenden Follikel Raum geschaffen wird. — Die Fig. 35, 37, 38 und 47, ebenso wie die Abbildungen 36 und 39 illustriren den allmähligen Prozess des Vorwachsens des Schwanzes.

Es dürfte sich nun für eine übersichtlichere Darlegung der folgenden Entwicklungsvorgänge empfehlen, die Veränderungen, die in den beiden Körperregionen des Embryo vor sich gehen, gesondert zu betrachten, und wir beginnen mit dem hinteren Leibesabschnitte, der sich zum Lokomotionsorgane ausbildet.

1. Der hintere Leibesabschnitt.

Wir haben bereits den hinteren Embryotheil auf dem Endstadium der dritten Entwicklungsperiode (Fig. 31) auf optischen (Fig. 32) und wirklichen Querschnitten (Fig. 86) kennen gelernt und uns überzeugen müssen, dass hier ähnliche Verhältnisse vor-

kommen wie in der vorderen Region jüngerer Embryonen. Im Wesentlichen bleiben nun die gröberen anatomischen Verhältnisse zeitlebens im Schwanztheile dieselben: dorsal verläuft das Nervenrohr, ventral ein Entodermfortsatz, in der Mitte die Chorda, zu beiden Seiten die Muskelstreifen, und alles das umschlossen vom äusseren Hautepithel, das als Matrix des Cellulosemantels fungirt. Ja auch die Zahl der Zellen selbst scheint in der Chorda, dem Mesoderm und Nervenrohr stets die nemliche zu bleiben und sich durch Zelltheilung fast gar nicht zu vermehren.

Das Längswachsthum des Schwanztheiles dürfte nur durch eine Streckung sämmtlicher Hinterleibszellen zu Stande kommen, bis endlich der plumpe zweite Leibesabschnitt (Fig. 34) in das langgestreckte, schmale Ruderorgan umgewandelt ist. Somit sind die nunmehr darzustellenden Veränderungen fast ausschliesslich histologischer Natur.

Die Chorda.

In dem auf Fig. 31 abgebildeten Stadium war die Chorda noch ein Doppelzellstrang. Indem sich die Zellen von rechts nach links und links nach rechts zwischen einander einschieben, entsteht ein einfacher aus geldrollenartig angeordneten Zellen bestehender Strang (Fig. 33 u. 34). Die einzelnen Zellen gleichen ziemlich flachen, nahezu kreisförmigen Scheiben, deren Mitte ein kleiner, in Karmin sich ziemlich intensiv färbender Kern einnimmt. Wenn im weiteren Wachsthum der Schwanz sich in die Länge zieht, verlieren die einzelnen Chordazellen um ein Bedeutendes an ihrem Umfange, gewinnen aber an Dicke (Fig. 37). In diesem Sinne schreitet ihre Formveränderung weiter vor (Fig. 41 u. 42) bis sie endlich ebenso breit als hoch erscheinen, ja schliesslich sogar die Dicke der Scheibe ihren Durchmesser übertrifft (Fig. 45). Auf diese Weise erklärt es sich, dass eine Längsstreckung des Schwanzes möglich wird, ohne dass gleichzeitig die Zahl der Zellen um ein Merkliches vergrössert würde.

Noch muss ich erwähnen, dass bei dem Längswachsthum der Chorda auch ihr vorderes Ende weiter nach vorn zwischen Darm und Nervenrohr vorgeschoben wird (vergl. die Fig. 34 u. 35 mit Fig. 37 u. 38). Es ist das eigentlich schon a priori zu erwarten, weil dem Vorderende ein fester Stützpunkt fehlt, während gleichzeitig die viel zahlreicheren Chordazellen ein rascheres Längswachsthum dieses Organes herbeiführen, als die wenigen seitlichen Muskelzellen sich auszudehnen im Stande sind. So kommt es,

dass man auf einem Querschnitte durch das vorderste Ende der Chorda ventral das vollkommen geschlossene Darmrohr, dorsal das Nervenrohr finden kann (Fig. 87).

Das Mesoderm.

Zu den beiden Seiten der Chorda erstrecken sich die Mesodermstreifen, die sich jederseits, wie dies oben schon erwähnt wurde, aus drei Zellreihen zusammensetzen, deren Elemente ursprünglich (Fig. 89), ihrer Genese entsprechend, entodermalen Charakter zeigen. Auf dem optischen Längsschnitte (Fig. 30) erscheinen sie cylinderförmig, und zwar steht ihre Längsausdehnung senkrecht zur Hauptaxe des Embryo. Wenn eine Vermehrung im hinteren Leibesabschnitte durch Zelltheilung überhaupt stattfindet, kann dies nur in den allerersten Stadien sein, wenn die Muskelzellen noch vollkommen embryonalen Charakter haben.

Die ersten Formveränderungen der Zellen lassen sich bei der ungenügenden Durchsichtigkeit des lebenden Objektes schlecht verfolgen. Ihren eigenthümlichen Charakter als Muskelzellen erhalten sie, sobald sie bei der Flächenbetrachtung in sechseckigen Umrissen erscheinen (Fig. 35) und ihre Höhe gleichzeitig um ein Bedeutendes abgenommen hat (Fig. 36 *sm*). Dieses letztere erfolgt unter gleichzeitiger Längsstreckung der einzelnen Zellen (Fig. 34) im Sinne des Längswachsthums des ganzen Schwanzes, bis die Muskelzellen wiederum auf dem optischen Durchschnitte als Cylinderzellen erscheinen, deren Längsaxe nunmehr aber zur Längsrichtung des Schwanzes parallel verläuft (vergl. Fig. 40—47 *sm*). Instruktiv ist auch ein Längsschnitt durch den Schwanztheil eines etwas weiter entwickelten Embryo als der in Fig. 34 abgebildete (Fig. 88). Die Ektodermzellen sind noch kubisch, die Muskelzellen bereits cylindrisch und 2—3mal so lang als jene. In der Mitte endlich verläuft geldrollenartig der Chordastrang.

Betrachtet man ein seitliches Muskelband von der Fläche (Fig. 50), so ergibt sich, dass die einzelnen Zellen den sechseckigen Kontur bewahrt haben, obwohl sie gleichzeitig zu spindelförmigen Zellen geworden sind. Wie die drei Zellenreihen bei der sechseckigen Form ihrer Elemente zu einander gelagert sind, wird besser als eine ausführliche Beschreibung ein Blick auf Fig. 34 und 50 verdeutlichen.

Obwohl nun die Muskelzellen des Schwanzes schon beim Embryo vollkommen entwickelt sind, wenn derselbe vom Follikel noch allseitig umschlossen ist, will ich doch ihren komplicirten feineren

Bau erst im nächsten Kapitel bei der Besprechung der frei schwimmenden Larve auseinandersetzen, weil wir uns einmal gewöhnt haben, den ganzen Apparat des Ruderschwanzes als der freien Larve eigenthümlich anzusehen.

Ueber das erste Auftreten der Muskelfibrillen an den spindelförmig gewordenen Muskelzellen weiss ich nichts Sicheres zu sagen. Am lebenden Objekte dürfte es sich kaum anders als durch den Beginn von Kontraktionen des Schwanzes erkennen lassen. Ich kann mich nicht erinnern, diese bei jüngeren Stadien als das in Fig. 42 abgebildete gesehen zu haben. Bald werden die Kontraktionen kräftiger und folgen rascher aufeinander, bis endlich durch einige mächtigere Bewegungen der Follikel zerrissen und die Larve frei wird. Uebrigens ist die Ausbildung der Muskeln individuellen Variationen sehr unterworfen; ihre Aktion beginnt bald früher, bald später; oft ist auf einem verhältnissmässig jungen Embryonalstadium die Muskelthätigkeit genügend kräftig, den Follikel zu sprengen. Oft ist dies — freilich mag dann der Follikel selbst besonders resistenzfähig sein — dem Embryo überhaupt nicht möglich, und wir finden ihn dann bei mächtig ausgebildetem vorderen Leibesabschnitt mit bereits rückgebildetem Schwanze, einer festgesetzten jungen Larve gleichend, noch im Follikel eingeschlossen. Dass diese Formen bei der Unmöglichkeit, Nahrung aufzunehmen, nicht weiter entwicklungsfähig sind, bedarf keiner weiteren Erörterung.

Das Nervenrohr.

Dorsal von der Chorda verläuft das Nervenrohr. Die Veränderungen, die dasselbe in dieser Entwicklungsperiode erfährt, sind im Schwanztheile nur sehr unbedeutend und reduziren sich auf eine Längsstreckung der ursprünglich nahezu kubischen Zellen (Fig 34 und 80). Dass das Nervenrohr durch die Drehung des Schwanzes um seine Axe aus der Medianebene heraus nach links hin verschoben erscheint, habe ich bereits am Eingange dieses Kapitels erwähnen müssen.

Das Entoderm.

Auch die beiden ventral verlaufenden entodermalen Zellreihen (Fig. 32 *d*) nehmen an der Streckung des Schwanzes theil. Die einzelnen Zellen ziehen sich ebenfalls ein wenig in die Länge, doch scheint unter ihnen Vermehrung durch Theilung vorwiegend das Längenwachsthum der beiden Zellstreifen zu ermöglichen.

Dies ergiebt sich wenigstens aus einer vergleichenden Betrachtung der Fig. 31, 34, 37 und 38 (*d* bezeichnet die betreffenden Entodermzellen).

Dieses Entoderm des Schwanzes stand anfänglich (Fig. 31) mit dem Darmsacke in kontinuirlicher Verbindung. Sobald die ventrale Krümmung des hinteren Abschnittes auftritt (Fig. 33), zeigt sich auch sehr bald ein Gegensatz zwischen dem Entoderm des ersten und des zweiten Körpertheiles (Fig. 34, 35 und 37). Die Zellen des letzteren sind bedeutend kleiner, färben sich aber in Pikrokarmin in derselben Weise wie die verdauenden Zellen des Vorderabschnittes und der Chorda, was man recht gut an dem in Fig. 80 abgebildeten Querschnitt erkennt. Schliesslich ist ein direkter Zusammenhang zwischen dem Entoderm der beiden Leibesabschnitte nicht mehr vorhanden (Fig. 38), indem durch die Umbildung der vorderen Partie zum Darmtraktus die Verbindung zerrissen wurde.

Das Ektoderm.

Sehr auffällig ist die Umbildung der ursprünglich kubischen Ektodermzellen der äusseren Hautbekleidung (Fig. 31) zu einem feinen Plattenepithel (Fig. 47 *a*), das von Reichert am Larvenschwanze vollkommen übersehen werden konnte. Ich will diesen Vorgang nicht erst beschreiben; es genügt ein Verweisen auf die Abbildungen mit der Bemerkung, dass die Abflachung der Zellen anfänglich am hintersten Schwanzende beginnt, dass aber dort in den letzten Stadien des Embryonallebens (Fig. 45 u. 47) wieder Cylinderzellen zu finden sind, wenn freilich auch nur solche von sehr geringer Grösse.

2. Der vordere Leibesabschnitt.

In der Vorderregion sind die Veränderungen, die im Laufe dieser Entwicklungsperiode vor sich gehen, viel wichtigerer Natur, und gegen Ende des Embryonalstadiums sind eine ganze Reihe neuer Organe in ihr aufgetreten, so dass der Embryo dann bereits einen ziemlich komplizirten Bau erlangt hat. — In den ersten Stadien erscheint der vordere Abschnitt unförmig und plump gestaltet; wenn dann der Schwanz ventral immer weiter vorwächst, bildet sich ihm gegenüber im Vordertheile des Embryo eine anfänglich seichte (Fig. 36), später tiefer werdende Rinne (Fig. 39), in welche der Schwanz sich einlegen kann, wenn die Follikelhülle den Embryo gerade besonders eng umschliesst.

Mit der ventralen Knickung des Schwanztheiles erscheint zuerst an der Grenze beider Abschnitte, zwischen den beiden primären Keimblättern ein Spaltraum, der, auf die erste Entwicklungsperiode zurückbezogen, die Furchungshöhle darstellen würde, hier aber als primäre Leibeshöhle bezeichnet werden muss (Claus Nr. 3 und 4).

Bald zeigt sich die primäre Leibeshöhle auch vorn zwischen Nervenrohr und Darm und Hauptepithel (Fig. 35, 36 und 38) und nimmt beim Auftreten der Haftpapillen sehr rasch an Umfang zu (Fig. 40 u. folg.).

Die Chorda.

Ueber das Hineinrücken der Chorda in die vordere Körperregion habe ich bereits berichtet, und es bleibt mir nur noch hinzuzufügen, dass dies bald bis sehr weit nach vorn in die Region des Peribranchialraumes (Fig. 45), bald wieder nur bis in die Höhe des Magens (Fig. 47) stattfindet. Die Veränderungen dieses vorderen Chordaabschnittes sind die nemlichen wie die des hinteren. Die Querschnitte auf Fig. 79 und 87 zeigen das Vorschieben der Chorda zwischen Nervenrohr und Darmsack.

Das Mesoderm.

Viel bedeutender sind die Umbildungen, die die vorderen Partien der beiden Mesodermstreifen erfahren. Während sie im hinteren Theile stets einschichtig bleiben, ja sogar die Zahl der Zellen nicht vermehrt zu werden scheint, findet vorn rege Zelltheilung statt, so dass das Mesoderm schon auf einem Querschnitt durch ein in Fig. 33 abgebildetes Stadium (Fig. 87) mehrschichtig erscheint. Die der Chorda unmittelbar anliegenden Zellen (*sm* Fig. 87 und 79) lassen sich durch ihre Form und festere Verbindung untereinander zu zwei paarig verlaufenden Zellstreifen als Muskelzellen erkennen. Ein jeder Streifen setzt sich aus drei Zellreihen zusammen, die nach hinten zu kontinuirlich in die seitlichen Muskelbänder des Schwanzes übergehen. Die Formveränderungen, welche sie durchzumachen haben, bevor sie zu wirklich funktionirenden Muskelzellen geworden sind, gleichen genau den für den Schwanztheil beschriebenen Verhältnissen.

Die übrigen aus den Mesodermstreifen hervorgegangenen Zellen (*mz* Fig. 87) erscheinen in etwas lockerem Zusammenhange und von mehr rundlicher Form als die Muskelzellen (Fig. 38). Sie vermehren sich auch weiterhin noch durch Theilung (Fig. 79) und nehmen dabei an Grösse immer mehr ab (Fig. 85). Als kom-

pakte Masse schieben sie sich weiter nach vorn über die Chordaregion hinaus und erscheinen auf dem Querschnitte in zwei durch das Nervenrohr geschiedene Partien zwischen Hautschicht und Darmrohr eingekeilt (Fig. 85). Uebrigens löst sich eine grosse Anzahl Zellen vollständig los und durchwandert die ganze zwischen Darm und Hautepithel sich immer mehr ausbreitende primäre Leibeshöhle (Fig. 40—47). Diese Zellen vermehren sich ausserordentlich rasch unter steter Grössenabnahme bei bedeutender Variabilität in der Form. Sie wurden von mir im Gegensatze zu den zu epithelialen Streifen angeordneten Mesodermelementen als freie Mesodermzellen bezeichnet, nur dürfen wir nicht vergessen, dass beide gleichen Ursprungs sind und letztere nur frühzeitig ihre epitheliale Anordnung verloren haben, ein Schicksal, dem ja schliesslich auch die Muskelstreifen verfallen.

Die freien Mesodermzellen erleiden in der weiteren Entwicklung noch mannigfache Umformungen. Sie werden zu Blutkörperchen und cirkuliren dann stets mit der Leibesflüssigkeit in den Spalträumen der primären Leibeshöhle; sie werden Bindegewebszellen, indem sie die mannigfachsten Formen erreichen; sie bilden sich zu den Muskelfäden aus, welche allein den festgesetzten Ascidienleib kontrahiren; sie werden zu Pigmentzellen, welche durch ihre eigenthümliche Anordnung die weissen und gelben Linien der älteren Clavelinen hervorrufen; sie scheinen sich endlich direkt an der Bildung des Ganglions und der sog. Hypophysisdrüse zu betheiligen. Auf diese Umbildungen der freien Mesodormzellen werden wir weiterhin noch zurückzukommen haben.

Das Nervenrohr.

Das Nervenrohr erleidet in seiner vorderen Partie sehr bedeutende Veränderungen. Wir verliessen es in Fig. 31 als ein einfaches, vorn noch weit offenes Rohr, das sich aus kubischen Zellen zusammensetzt. Im vordersten Theile ist die sich einsenkende Medullarplatte um vieles breiter (Fig. 30) als im hinteren, und so erscheint also auch später das Nervenrohr nach vorne zu verbreitert und bedeutend angeschwollen. Der in Fig. 80 abgebildete Querschnitt erlaubt sehr bequem eine direkte Vergleichung des vorderen und hinteren Abschnittes des Nervenrohres.

Wenn die Medullarplatte auch am vordersten Ende zum Nervenrohre geworden ist, erfolgt der Verschluss seiner Kommunikation mit der Aussenwelt. Der Zeitpunkt des vollständigen Verschlusses variirt übrigens bei verschiedenen Individuen sehr be-

deutend. In Fig. 33 ist ein Stadium mit vollkommen geschlossenem Nervenrohr abgebildet, in Fig. 35 — und dies scheint mir mehr den normalen Verhältnissen zu entsprechen — ein im Schwanztheil viel weiter entwickelter Embryo, dessen Nervenrohr vorn durch eine feine Oeffnung nach aussen führt. Ich will hier gleich bemerken, dass in der Nähe dieser Oeffnung später der bleibende Mund, d. h. die Ingestionsöffnung der jungen Ascidie zum Durchbruche gelangt. Auf Stadien, die den in Fig. 37 abgebildeten entsprechen, dürfte wohl stets das Nervenrohr geschlossen sein, wenn nicht gerade ein abnormes Verhältniss vorliegt. Dass übrigens solche nicht fehlen, beweist mir der Umstand, dass ich mich entsinne, Embryonen gesehen zu haben, deren Nervenrohr vorn noch offen geblieben, während die Mundöffnung bereits zum Durchbruch gelangt war, in welche dann das Nervenrohr sich öffnete. Diese seltenen Fälle, welche mir hier nur abnorm erschienen, beschreibt Kowalewsky bei Phallusia mammilata als regulär.

Während nun im hinteren Leibesabschnitt das Nervenrohr zu einem dünnwandigen, langgestreckten Gebilde auswächst, gliedert es sich im vorderen in zwei Theile, die allerdings vollkommen scharf nicht auseinandergehalten werden können. Der vorderste Theil wird zu einer mächtigen Blase, der Sinnesblase, der hintere vermittelt den Uebergang dieser in das Nervenrohr des Schwanzes.

Von Wichtigkeit ist nun die Entwicklung der Sinnesblase, weil in ihr die beiden als Auge und Ohr gedeuteten Sinnesorgane sich ausbilden. Leider ist das Objekt nicht so geeignet wie die von Kowalewsky und Kupffer (Nr. 41) beobachteten Formen. So erreicht die Clavelinalarve im Bau des Nervensystems nie die Vollkommenheit, die von Kupffer an Ascidia mentula beobachtet wurde. Vom Nervenrohr des Schwanzes abgehende Nervenästchen fehlen stets, und in der Sinnesblase ist das Gehörorgan einfacher gebaut. — In Bezug auf die erste Entwicklung der Sinnesorgane sind Kowalewsky's Beobachtungen schärfer, weil es ihm gelang, stets die Zellgrenzen in der Sinnesblase bestimmt zu erkennen, was ich nicht immer vermochte.

Sobald eine zarte Einschnürung die Sinnesblase vom hinteren Theil des Nervenrohrs abgrenzt (Fig. 38), treten in ihr zwei kleine Pigmentflecke auf, einer an der ventralen und ein zweiter an der dorsalen Wand. Ersterer liegt ein wenig mehr nach vorn und bestimmt den Otolith, letzterer das Auge. Die dorsale Pigmentanhäufung ist mächtiger und betrifft mehrere Zellen; in der ventralen Wand wird nur eine Zelle pigmentirt. Stets lagert sich

das Pigment an dem inneren, dem Nervenkanal zugekehrten Ende der Zellen ab.

Die dorsale Wand der Sinnesblase verdickt sich bedeutend, während alle übrigen sich sehr stark verdünnen. Ventral bleibt nur die Pigmentzelle gross, ja sie scheint sogar noch an Umfang zu gewinnen, so dass sie über die ganz platt gewordenen Zellen der ventralen Wand weit hervorragt (Fig. 40). Um die Sinnesblase ganz sehen zu können, muss man den Embryo von der linken Seite aus betrachten, weil der vorderste Theil des Darmes ein wenig nach rechts hin gewachsen ist und den Otolith von jener Seite überdeckt (vergl. Fig. 40 und 41). Schliesslich hat die ventrale Pigmentzelle eine birnförmige Form erlangt und fügt sich mit dem feinen Stiel in die dünnwandige Basis der Sinnesblase ein, während das mächtig verbreiterte Ende von schwarzem Pigment erfüllt ist und frei in die Höhle hineinragt. Ziemlich nahe der Basis liegt im feineren Stieltheile der Zelle der kleine Kern (*o* Fig. 44 und 48). Weiter entwickelt sich die Otolithenzelle auch während der freischwimmenden Periode nicht, und ich will die Beschreibung hier gleich beschliessen, nachdem ich noch auf einen durch eine freischwimmende Larve gefertigten Querschnitt verwiesen habe. In Fig. 63 ist auf einem Schnitt durch die Sinnesblase die Otolithenzelle freilich nicht in ihrer ganzen Höhe getroffen, indem das in die Ventralwand der Sinnesblase sich einfügende Ende fehlt. Man erkennt das freie, kolbenförmig aufgetriebene Ende, welches schwarz pigmentirt ist und den kleinen Kern der Otolithenzelle, der im pigmentfreien Theile liegt. Weiter zeigt der Querschnitt, dass die äusserst dünnwandige ventrale Basis der Sinnesblase im Umkreise der Otolithenzelle ein wenig verdickt ist. — Dass die Pigmentanhäufung in dem kolbenförmig aufgetriebenen Theile der Otolithenzelle dazu beiträgt, die ganze Zelle schon bei schwächeren mechanischen Reizen in zitternde Bewegung zu versetzen, bedarf keiner weiteren Erörterung. —

Im Umkreise der dorsalen Pigmentanhäufung bleibt die Wand der Sinnesblase dick, erreicht vielleicht noch eine bedeutendere Mächtigkeit (Fig. 40 u. 42). Auf einem Querschnitt durch die Sinnesblase eines ganz ausgebildeten Embryo (Fig. 93 u. 95) zeigen sich die Wandungen der Blase als ein Plattenepithel, welches dorsal in ein Cylinderepithel übergeht. Dieses ist auf der inneren Seite sehr stark pigmentirt, während die etwas länglichen Kerne in den dem Hautepithel (*a*) zugekehrten Enden der Sinneszellen liegen.

Zwischen der Pigmentanhäufung und der linken Wand der Sinnesblase liegt eine Zelle eingekeilt, die sich in Pikrokarmin nur schwach gefärbt hat (Fig. 94). Diese Zelle, die wohl nur der Sinnesblase entstammen kann, bildet weiterhin die Linse und den Meniscus des Auges. Die einzelnen Phasen der Umbildung habe ich nicht erkennen können, und ich muss mich begnügen, auf die Abbildung in Fig. 48 u. 63 zu verweisen. Auf dem Querschnitt ist auch der Kern der Linsenzelle noch zu sehen.

Beide Sinnesorgane sind somit ziemlich primitiver Natur. Die Otolithenzelle wird bei der Dünnwandigkeit der Sinnesblase und der sie überlagernden Hautschicht vielleicht schon bei einem mässig starken Geräusch in Schwingung gerathen können. Aber man wird mir zugeben müssen, dass selbst gröbere qualitative Unterschiede des Reizes die Schwingung nicht in der Weise werden modifiziren können, dass eine verschiedene Empfindung oder Wahrnehmung zu Stande kommen könnte. — Der einfache Bau des Auges weist darauf hin, dass durch dasselbe Bilder nicht wahrgenommen werden können, höchstens nur Verschiedenheiten der Lichtintensität. Uebrigens mag dieses Sinnesorgan zugleich auch und vielleicht gar vorwiegend als Wärmeauge funktioniren. — Die Sinnesorgane der Tunicaten sind von Ussow (No. 55) zum Gegenstande einer ausführlichen Untersuchung gemacht worden. Da die Arbeit russisch geschrieben ist, bin ich nicht in der Lage, ihre Ergebnisse vergleichend in Rücksicht nehmen zu können.

Die Flimmergrube.

Ich will hier gleich die Entwicklung eines seiner Entstehung nach entodermalen Gebildes beschreiben, weil es der Sinnesblase dicht anliegt und auch weiterhin bei der Rückbildung des vorderen Nervenrohres eine Rolle spielt. Es ist das die Flimmergrube. Ihre Bildung beginnt erst gegen Ende der Embryonalperiode (Fig. 42) dicht hinter der Durchbruchsstelle der ektodermalen Mundbucht in den Kiemendarm. Diese kritische Stelle lässt in den meisten Fällen mit Sicherheit nicht entscheiden, ob die Flimmergrube ausschliesslich eine entodermale Bildung ist; doch bin ich sehr stark geneigt, dies für sicher anzunehmen, weil ich Fälle beobachten konnte, in welchen sie sich zu bilden begonnen hatte, bevor noch der Durchbruch des Mundes erfolgt war. —

Die erste Anlage der Flimmergrube stellt sich als eine kleine dorsal gelegene Ausstülpung des vordersten Kiemendarmes dar. Sehr bald zieht sich die Ausstülpung zu einem röhrigen Gebilde

aus, das an der Sinnesblase rechts vorbeiwächst und sich an deren Wandung dicht anlegt (Fig. 44 u. 45). Nach hinten zu wird der Kanal der Röhre immer feiner, nach vorne erweitert er sich, um sich an der Einmündungsstelle in den Mund abermals zu verengen (Fig. 95). Die Zellen, die die Wandungen zusammensetzen, sind nahezu kubisch (Fig. 94) und werden im Vordertheile ein wenig cylindrisch. Das Auftreten der Flimmerung sah ich erst im freischwimmenden oder bereits festgesetzten Stadium und werde später darauf zurückkommen.

Es sei mir hier noch gestattet, mit einigen Worten auf die ganz verschiedene Bildungsweise des gleichbenannten Organes bei den Salpen hinzuweisen. Salensky (No. 48 u. 51) hat sehr richtig erkannt, dass die Flimmergrube und das Ganglion aus einer gemeinsamen Anlage entstehen. Meine in einigen Punkten abweichenden Beobachtungen werde ich demnächst vorbringen. Eine einfache Blase, die vorn in die Athemhöhle mündet, zerfällt in zwei Theile; aus dem vorderen wird die Flimmergrube, aus dem hinteren das Ganglion. — Bei den Ascidien ist zur Zeit der Bildung der Flimmergrube von dem bleibenden Ganglion, das mit dem der Salpen verglichen werden muss, noch keine Spur, sondern es bildet sich dasselbe viel später und aus zelligem Material, das mit der Flimmergrube vorher in keinem Zusammenhange stand, nachträglich aber zu ihr in Beziehung tritt. —

Das Entoderm.

Die tiefgreifendsten Veränderungen vielleicht erfährt während der vierten Entwicklungsperiode das Entodermrohr, das wir in Fig. 31 im vorderen Körperabschnitt zu einem allseitig geschlossenen Sacke geformt fanden, der nun in komplicirter Weise sich zu falten beginnt. Sobald das Nervenrohr im vorderen Theile fertig gebildet ist, erhebt sich zu beiden Seiten desselben je eine Entodermfalte (Fig. 36 u. 39).

Wichtiger sind die Formveränderungen, nachdem der Zusammenhang der vorderen Entodermpartie mit der des Schwanztheiles gelöst ist (Fig. 38). Die Zellen sind bedeutend kleiner geworden, und die Spalträume der Leibeshöhle beginnen sich da und dort zu zeigen (Fig. 80). Auf einem optischen Längsschnitt durch das Thier (Fig. 38) erscheint der Darmtraktus nahezu dreikantig; aus dem dem vorderen Chardaende zugekehrten Eck wächst der verdauende Theil des Darmapparates hervor, während auf der gegenüberliegenden Wand der Endostyl später sich bildet.

In Fig. 40 ist ein bedeutend vorgeschrittenes Stadium von der linken, in Fig. 41 von der rechten Seite aus gesehen. Der Darmtraktus zeigt sich in zwei sehr deutlich geschiedene Abschnitte getheilt, in einen vorderen und in einen hinteren. Der erstere wird zum Kiemendarme, der letztere zum verdauenden Theil. Die Oeffnung zwischen beiden Abschnitten ist sehr eng, so dass Ganin bei den Knospen der Ascidien, wo die Verhältnisse vollkommen ähnliche sind, einen verschiedenen Ursprung für die beiden Entodermtheile behaupten konnte (Ganin No. 9 u. 10).

Die Längsrichtung der Darmhöhle im vorderen Abschnitte steht nahezu senkrecht zum vorderen Cordatheile, der mit dem darüber liegenden Nervenrohr für eine Orientirung an den Körperregionen allein einen sicheren Anhaltepunkt gewährt. Auf diesem Stadium ist übrigens die Form des Vorderkörpers im Querschnitt nahezu vierkantig geworden und ermöglicht eine Orientirung viel leichter als an dem fast kugelförmigen Vordertheil der vorhergehenden Stadien. So viel als möglich habe ich getrachtet, bei den Zeichnungen die Embryonen in gleicher Weise orientirt wiederzugeben, und so dienen denn die Fig. 34, 35, 37, 38 u. 40 zu einer bequemeren Zurückführung der verschiedenen Entwicklungsphasen auf einander. Bei den älteren Embryonen ist es wieder ganz leicht, sich zurecht zu finden, umsomehr als die Durchsichtigkeit des Objektes zunimmt.

Der Kiemendarm durchsetzt also, sobald er als bestimmter Abschnitt sich unterscheiden lässt, den Vorderleib nahezu senkrecht, vom Rücken gegen den Bauch sich erstreckend (Fig. 40). Seine vordere Wand erscheint bei seitlicher Betrachtung stark verdickt; es rührt dies aber nur daher, weil sich in ihr zwei parallele Furchen, die beiden Bauchfurchen, gebildet haben, die zur Entstehung des Endostyls (*es*) die Veranlassung geben und bei dieser Orientierung des Objektes nicht gesehen werden können. Diese beiden Furchen gehören je einer Körperhälfte an, erstrecken sich durch die ganze Länge der vorderen Wand des Kiemendarmes und sind als Theile der primären Leibeshöhle zu betrachten. Auf einem Querschnitt durch einen älteren Embryo (Fig. 98 u. 97) sind sie mit *bf* bezeichnet und lassen leicht auf die Beschaffenheit in dem eben besprochenen jüngeren Stadium schliessen.

Gegenüber der Endostylwand (*es*) liegt die Oeffnung, welche in den hinteren, verdauenden Darmabschnitt führt. Dieser stellt sich auf diesem Stadium als ein noch kurzer, nach abwärts gekrümmter, blindgeschlossener Sack dar (Fig. 41). Er wächst eine

Strecke weit in der nämlichen Richtung vor, biegt dann aber nach links um und wächst dorsalwärts und ein wenig nach vorn zu. So erscheint der verdauende Darmtheil hufeisenförmig gekrümmt, aus einer ab- und einer aufsteigenden Röhre gebildet (Fig. 44). Erstere gliedert sich in Oesophagus und Magen, letztere wird zum Enddarm, während aus dem Mittelstück der Mitteldarm sich bildet (Fig. 45 u. 47).

Ich kann in Bezug auf die Details dieser Vorgänge auf die wesentlich gleichen Erscheinungen in der Knospenentwicklung hinweisen, wobei ich sie ausführlicher beschrieben habe. Später erst erhalten der Oesophagus und Magen Bewimperung.

Inzwischen sind im Kiemendarm nicht unbedeutende Veränderungen vor sich gegangen. Die Wandungen haben sich verdünnt, die Höhlung ist geräumiger geworden und an der vorderen Wand der Endostyl zur Ausbildung gelangt, endlich ist gegen Ende der Embryonalperiode die Mundöffnung zum Durchbruche gekommen.

In Fig. 42 ist das vorderste dorsale Ende des Kiemendarmes in einen nach vorn und links sich erstreckenden Zapfen ausgewachsen, an dessen dorsaler Wand, wie bereits erwähnt, die Flimmergrube entsteht. Ein wenig asymmetrisch, nach links verschoben, hat sich seinem blinden Ende gegenüber eine kleine Ektodermmulde, die Mundbucht, gebildet, in welche sehr bald der Kiemendarm sich öffnet (Fig. 44). Dieses eben besprochene, die Verbindung des Kiemendarmes mit der Aussenwelt vermittelnde Stück zieht sich weiterhin zum Eingangssipho aus (Fig. 45 u. 47).

An der vorderen Wand tritt der Endostyl immer mehr als differenter Abschnitt des Kiemendarmes hervor (Fig. 42, 44, 45), indem die beiden Bauchfurchen, die anfänglich nur seichte Rinnen darstellten, an Tiefe gewinnen. Auch in histologischer Beziehung unterscheidet sich der von ihnen eingeschlossene Streifen der Kiemendarmwandung. Während die Zellen der dorsalen und beiden lateralen Wände ausserordentlich verdünnt sind und beinahe ganz den Charakter der ektodermalen Hautbedeckung zeigen, setzt sich der Endostylstreifen aus Cylinderzellen zusammen (Fig. 97), die an der Basis der Bauchfurchen allmählig in die kleinen Zellen der lateralen Wände übergehen. Bei der Vertiefung der Bauchfurchen hat der Endostylstreif immer mehr die Form einer tiefen Rinne gewonnen, die ihrer ganzen Länge nach mit der Kiemendarmhöhle verbunden ist und auf dem Querschnitte hufeisenförmig erscheint. Jede der beiden Rinnenwände sondert sich durch eine von aussen her parallel zur Längserstreckung einschneidende Furche

in zwei Zellstreifen. Mit diesem Stadium, das im Querschnitte durch einen Embryo, der auf dem Punkte ist, in's freischwimmende Larvenleben überzutreten, in Fig. 98 abgebildet ist, beschliesse ich die Beschreibung der Entwicklung des Endostyls während der vierten Entwicklungsperiode.

Bevor ich jetzt zur Darstellung der Entwicklung eines seiner Genese nach entodermalen Organes, des Herzens, übergehe, will ich kurz auf die Lageveränderung aufmerksam machen, welche der Darmtraktus während der letzten Embryonalzeit erleidet. Im Wesentlichen reduzirt sich dieser Vorgang auf eine Drehung, die der Kiemendarm ausführt und die sich am besten feststellen lässt, wenn man den Endostyl auf den vorderen Abschnitt der Chorda und des Nervenrohres als feste Axen bezieht.

In Fig. 40 fanden wir die Endostylwand auf dem vorderen Chordaende nahezu senkrecht stehen und mussten sie als vordere bezeichnen. Dieses Verhältniss finden wir noch auf dem in Fig. 42 gezeichneten Stadium; von jetzt ab aber beginnt die Drehung. Das hintere Endostylende nähert sich der Chorda, indem es nach hinten und dorsal geschoben wird (Fig. 44). Auf diese Weise bilden Chorda und Endostylwand nicht mehr einen rechten, sondern einen spitzen Winkel. Als die Ursache dieser Verschiebung kann ich nur die Umbildung des vor dem Endostyl liegenden Ektodermlappens durch eine Einschnürung zum Haftstolo erkennen, mittelst dessen die Larve sich später festheftet. Die Verschiebung in dem eben angedeuteten Sinne schreitet immer mehr vor (Fig. 45 u. 47), und wenn der Embryo frei geworden ist (Fig. 48), laufen Chorda und Endostyl nahezu parallel, so dass die Endostylwand des Kiemendarmes nunmehr als ventrale allgemein angesehen wird. Auch die Oeffnung des Oesophagus in den Kiemendarm liegt jetzt nicht mehr dem Endostyl gegenüber, sondern in der Nähe seines hinteren — ursprünglich ventralen — Endes. Während dieser Drehung ist die Form der Kiemendarmhöhlung eine sehr andere geworden. Bei der starken Verdünnung ihrer Wandungen hat sie sich namentlich im hinteren Theile beträchtlich erweitert; im vorderen ist sie durch die über ihr liegende Sinnesblase in der Medianlinie dorsal etwas eingedrückt. —

Das Herz.

Die Entstehung des Herzens fällt in die letzte Embryonalzeit. Das erste Auftreten sah ich bei nur wenig jüngeren Stadien als das in Fig. 42 abgebildete als eine kleine Ausstülpung der ven-

tralen Wand des Kiemendarmes dicht hinter dem Ende des Endostyls. Diese Ausstülpung wächst nun weiter gegen den verdauenden Darmtraktus zu und bildet sich zu einer hinten blind geschlossenen, vorn in den Kiemendarm sich öffnenden Röhre aus. In Fig. 91 u. 92 sind zwei Querschnitte durch diese Röhre abgebildet, und in Fig. 91 sieht man, dass dieselbe dicht bis zum zweiten Darmabschnitt vorgewachsen ist und an dessen Wand sich angelegt hat. Der Querschnitt durch diesen Entodermfortsatz zeigt eine rinnenförmige Einkerbung der hinteren, dem Darme zugekehrten Wand.

In Fig. 44 beginnt sich der hintere Theil des Entodermfortsatzes vom vorderen abzuschnüren und zwar durch eine Furche, die in der vorderen Wand auftritt und von vorn nach hinten zu sich vertieft. Auf diese Weise entsteht ein allseitig geschlossener Zellsack, der an der hinteren Wand seines vorderen Endes durch eine Röhre an den Kiemendarm befestigt ist. Bald löst sich der Zusammenhang zwischen dem entodermalen Säckchen und der Röhre, die vorn stets mit der Kiemendarmhöhle kommunizirt, vollkommen (Fig. 45).

Das Säckchen bildet weiterhin Perikardium und Herz; über die Bedeutung der Röhre bin ich nicht in der Lage, etwas Sicheres mitzutheilen. Nachdem sich nämlich der Perikardialsack von ihr abgeschnürt hat, wächst sie neuerdings ein Stück vor und berührt mit ihrem blinden Ende beinahe den Mitteldarm (Fig. 47). Auf diesem Stadium wird man lebhaft an den entodermalen Fortsatz der Salpen erinnert, der hinter dem Endostyl hervorwächst und das Entoderm des Stolo liefert, nach Salensky (No. 49) allerdings später rückgebildet werden soll. Während des Larvenlebens scheint dieser entodermale Fortsatz bei den Ascidien rückgebildet zu werden, denn ich konnte ihn weiterhin nie mehr auffinden.

Das Perikardialsäckchen streckt sich etwas in die Länge, und die dorsale Rinne beginnt sich zu vertiefen, während die seitlichen Ränder auf der Rückenseite sich nähern. Auf dem Querschnitt durch diese Region einer freischwimmenden Larve (Fig. 59) erkennt man das Gebilde als ein Doppelrohr, dessen Wandungen dorsal in einander übergehen. Die innere Röhre wird zum Herzschlauch, die äussere zum Perikardium. Die Herzhöhle ist somit ein Theil der primären Leibeshöhle, mit der sie lange Zeit — bis in's freischwimmende Larvenstadium hinein — durch einen weiten Spaltraum kommunizirt, durch welchen die freien Mesodermzellen hineindringen. Die sich zwischen Herz- und Perikardialwand aus-

breitende Perikardialhöhle ist ein abgeschnürter Theil der Kiemendarmhöhle und als solcher von freien zelligen Elementen nicht erfüllt.

Ich will hier gleich in das festgesetzte Stadium übergreifen und die Ausbildung des Herzens zu Ende beschreiben. Wir finden hier dieselben Vorgänge, wie ich sie in der Knospenentwicklung geschildert habe. — Der dorsale Spaltraum verschwindet, indem die Ränder aufeinanderstossen (Fig. 60) und mit einander verwachsen. Nur am vorderen und hinteren Ende bleibt eine Oeffnung, durch welche das Blut der Herzhöhle in die Leibeshöhle und aus dieser abwechselnd ein- und ausgeführt wird. Der Beginn der Herzkontraktionen ist durch das Auftreten von quergestreiften Muskelfibrillen in der Herzwandung bedingt.

Neuerdings hat Korotneff (No. 28 p. 52) bei Anchinia ebenfalls einen entodermalen Ursprung des Herzens konstatirt. Wenn er aber die Herzwandungen selbst als Ausstülpung des Pharynx, das Perikardium dagegen aus freien, dem Endostyl entstammenden Zellen entstehen lässt, befinde ich mich in Bezug auf die Ableitung der Höhlungen mit ihm in Widerspruch. Bei Anchinia wäre dann die Herzhöhle ein Abschnitt der Darmhöhle und die Perikardialhöhle ein Theil der Leibeshöhle. Auch die Befunde bei den Salpen widersprechen Korotneffs Beobachtungen, weil hier ebenfalls die Herzhöhle ein Theil der Leibeshöhle ist und als solcher von Mesodermzellen sich erfüllt zeigt.

Das Ektoderm und der Peribranchialraum.

Es bleibt mir jetzt nur noch die Entwicklung des ektodermalen Hautepithels während der vierten Periode zu besprechen. In Fig. 31 war das Ektoderm ein birnförmig geformter Sack, der am vorderen Rückenende eine weite, in das Nervenrohr führende Oeffnung besass und sich aus nahezu kubischen Zellen zusammensetzte. Die Oeffnung schliesst sich mit der Ausbildung des Nervensystems bald früher (Fig. 33), bald später (Fig. 37). Je mehr der Vorderkörper heranwächst, desto dünner wird auch die Hautschicht und desto kleiner sind die Zellen. Nur in der Vorderwand werden die Zellen an einigen Stellen cylindrisch, wo das Ektoderm sich stärker vom Darm abzuheben und vorzuwachsen beginnt (Fig. 40 *hp*). Meistens sind es drei solcher Stellen, welche weiterhin als Haftpapillen bei der Festsetzung der jungen Larven thätig sind. Diese grossen Cylinderzellen scheinen als Drüsenzellen zu fungiren und ein klebriges Sekret zu secerniren, welches die Fest-

heftung ermöglicht. Der Cellulosemantel bleibt an diesen Stellen sehr dünn; Poren in demselben konnte ich nicht auffinden. In Fig. 64 ist ein Querschnitt durch eine Haftpapille einer jungen Larve abgebildet, auf welchem der Uebergang von den flachen Ektodermhautzellen zu den cylindrischen Drüsenzellen gut zu erkennen ist.

Die ganze ektodermale Vorderwand, an welcher die Haftpapillen entstanden sind, wächst bedeutend vor und entfernt sich immer mehr vom Endostyl (Fig. 42). Die einzelnen Haftpapillen scheiden sich immer schärfer von einander durch tiefer werdende Furchen, welche sie umkreisen. Jetzt beginnt sich auch der ganze ektodermale Fortsatz, an welchem die Papillen zur Ausbildung gelangt sind, durch eine Furche vom vorderen Abschnitte des Embryo abzuschnüren. Diese Furche tritt dicht unter der eben entstandenen Mundöffnung auf (Fig. 44) und schreitet parallel zum Endostyl nach hinten vor. So kommt die ganze vorderste Ektodermpartie als Haftstolo (Fig. 44 *hs*) zur Sonderung. Am vordersten Theile desselben sitzen die Haftpapillen, die beim tieferen Vorschreiten der sie trennenden Furchen selbst wieder zu kleinen Aestchen werden, zwischen denen das Schwanzende sich hindurchzieht (Fig. 45).

Uebrigens zeigt sich gerade in der Art und Weise der Ausbildung des Haftstolo und der Haftpapillen eine ganz ausserordentliche Variabilität, die ich, weil ich sie für sehr unwesentlich halte, nicht erst durch Beschreibung verschiedener Fälle illustriren will. Auf Tafel IV sind in den Fig. 44, 45 und 47 einige solcher Verschiedenheiten abgebildet, die ohnehin keines weiteren Kommentares bedürfen.

Die drei Haftpapillen an der vorderen Körperwand des Embryo sind schon von Krohn (No. 39) an Phallusia mammillata beobachtet worden. Gleichzeitig giebt Krohn aber an (p. 319), dass dieselben später verschwinden, und dass an der Bauchfläche drei neue Fortsätze hervorwüchsen, welche sich dichotomisch verästeln und zu den Mantelgefässen würden. Ich bin nun allerdings nicht in der Lage, Krohn's Beobachtungen bestreiten zu können, kann aber durch dieselben in der Ansicht, dass der Haftstolo der Clavelinen, welcher — wie wir weiter unten erfahren werden — sich ebenfalls verzweigt, den Mantelgefässen der einfachen Ascidien homolog ist, nicht beirrt werden. Der gleiche anatomische Bau und die nämliche physiologische Bedeutung stehen mit dieser Auffassung im Einklange.

Ich komme nun zur Darstellung eines der schwierigsten Punkte in der ganzen Entwicklungsgeschichte von Clavelina: der Entstehung des Peribranchialraumes und der ersten Kiemenspalten, und ich muss gestehen, dass ich hier die Thatsachen anders fand, als ich es meiner theoretischen Anschauung gemäss erwarten konnte.

Früher bereits habe ich die Ansicht geäussert, dass in der Embryonalentwicklung der Peribranchialraum aus einer paarigen Ausstülpung des Entoderms entstehen dürfte, weil dann zwischen Knospen- und Embryonalentwicklung vollkommene Uebereinstimmung bestünde. Krohn (No. 40) und Kowalewsky (No. 30) liessen bei den einfachen Ascidien zwei paarige Ektodermeinstülpungen — Kloakalbläschen — den Kiemendarm umwachsen und sich zum Peribranchialraum verbinden. Die beiden Oeffnungen rücken immer mehr nach dem Rücken hin und verschmelzen zur unpaaren Egestionsöffnung. Demgegenüber behauptete Metschnikoff (No. 43) eine entodermale Entstehung der Kloakenbläschen, vergleicht sie mit den Peritonealblasen der Echinodermen und bringt diese zu den Ascidien in Beziehung. Kowalewsky hat diesem Vergleiche sehr richtig entgegengehalten, dass zwischen Peribranchialraum und Entoderm das Blut cirkulire, während bei den Echinodermen die innere Wand der Peritonealblase eine ganz andere Bedeutung habe. Ich selbst habe darauf hingewiesen, dass die Bildung des Peribranchialraumes eine phylogenetisch sehr junge sei und nicht mit der Entstehung einer enterocölen Leibeshöhle verglichen werden könne.

Nunmehr habe ich mich an Querschnitten durch Larven von Ascidia canina und Embryonen von Clavelina und Perophora überzeugen müssen, dass die Peribranchialraumwände ektodermalen Ursprungs sind. Am leichtesten ist der Nachweis bei den solitären Ascidien zu führen. Bei Clavelina sah ich das erste Auftreten der Kloakalblase oder besser Peribranchialblase zuerst auf der linken Seite bei einem in Fig. 40 abgebildeten Stadium als eine seichte Einstülpung des Ektoderms ungefähr in der Region, wo die beiden Darmabschnitte in einander übergehen. Später tritt auf der rechten Seite das Kloakalbläschen auf, und es bleibt auch die Ausbildung des Peribranchialraumes auf dieser Seite im Allgemeinen hinter der auf der linken Seite zurück.

Die Bläschen vertiefen sich bedeutend, indem die Einstülpungsöffnung mehr nach rückwärts rückt und in die Region der Sinnesblase zu liegen kommt. In Fig. 96 ist ein Querschnitt durch

die linke Peribranchialblase gezeichnet, welche zeigt, dass die Oeffnung bereits der dorsalen Medianlinie nahe gerückt ist. Die Bläschen breiten sich nun zwischen Hautschicht und den seitlichen Wandungen des Kiemendarmes beträchtlich aus, um denselben schliesslich bis zum Endostyl ventralwärts hin zu umwachsen. In Fig. 97 habe ich einen Querschnitt durch die rechte Perithorakalblase abgebildet, der ein wenig hinter der Einstülpungsöffnung geführt wurde und demnach den Peribranchialraum als ganz geschlossen zeigt.

Während die beiden Peribranchialbläschen sich ausbreiten, treten sie mit ihren inneren Wänden zu dem Kiemendarm in innigste Beziehung. Es kommt nämlich zur Bildung der Kiemenspalten, durch welche zwischen Darm- und Peribranchialhöhle eine Menge von Verbindungsgängen geschaffen werden. Auch in Bezug auf die Entstehung der Kiemenspalten scheint die linke Seite voran zu schreiten. Es bilden sich zuerst jederseits zwei Kiemenspalten, je eine vordere und eine hintere und zwar nahe der dorsalen Kante der seitlichen Kiemendarmwände (Fig. 45). Je mehr nun die Peribranchialbläschen ventralwärts vorwachsen, desto mehr neue Kiemenspalten entstehen und zwar im Allgemeinen jederseits paarweise, immer eine obere und eine untere gleichzeitig. So bilden sich auf jeder Seite zwei Kiemenspaltenreihen; die ältesten und grössten Kiemenspalten liegen nach dem Rücken zu, die in der Nähe des Endostyls gelegenen sind die kleinsten und jüngsten (Fig. 47).

Ueber die Art und Weise, wie die Kiemenspalten zwischen der inneren Wand der Peribranchialbläschen und dem Kiemendarme zum Durchbruch gelangen, brauche ich hier mich nicht weiter auszulassen, weil ich es an einem anderen Orte bereits des Ausführlichen erörtert habe und bei der Knospenentwicklung die gleichen Vorgänge zu beobachten sind; nur sind dort die Kiemenspaltenreihen zahlreicher.

In Fig. 98 ist ein Querschnitt durch die hinteren Kiemenspalten eines in Fig. 45 abgebildeten Embryo gezeichnet, bei welchem jederseits nur zwei Spalten zum Durchbruch gelangt sind. Der Schnitt ist nicht vollständig senkrecht ausgefallen, und daher nur auf der linken Seite die Peribranchialblase und die Kiemenspalte getroffen. Die Einstülpungsöffnungen haben die dorsale Medianlinie bereits erreicht und sind zur Egestionsöffnung verschmolzen. Dadurch sind auch die beiden Peribranchialblasen zu einem einheitlichen Peribranchialraum geworden, der den Kiemen-

darm dorsal und seitlich bis zum Endostyl umfasst. (Vergleiche hier zur Orientirung den aus einem bereits festgesetzten Stadium stammenden Querschnitt in Fig. 76).

Es bliebe nur noch die Entstehung des äusseren Cellulosemantels zu beschreiben, die ebenfalls gegen das Ende der Embryonalzeit fällt. Nach den Untersuchungen von O. Hertwig (No. 22) und Semper (No. 53) lässt sich nichts Neues darüber sagen, und es muss als sicher stehende Thatsache anerkannt werden, dass aus dem ektodermalen Hautepithel Zellen auswandern, um den Mantel zu bilden. Was speciell Clavelina betrifft, so will ich bemerken, dass ich die Bildung des Mantels auf einem in Fig. 40 abgebildeten Stadium an der vorderen Körperwand, in der Nähe der Haftpapillen beginnen sah. Auf den letzten Embryonalstadien ist auch der Cellulosemantel im Schwanztheil entstanden, ja hat sogar bereits die flossenförmige Gestalt erlangt, die ihn zum Ruderorgan in so exquisiter Weise befähigt macht. Doch sollen diese Verhältnisse erst im nächsten Kapitel des Näheren erörtert werden. —

II. Die freischwimmende Larve.

Fünfte Entwicklungsperiode.

Die geschwänzte Ascidienlarve wurde zuerst von H. Milne-Edwards (No. 45) beschrieben. Früher noch scheint sie Darwin (No. 5 p. 208) gekannt zu haben, hat es aber unterlassen eine genauere Darstellung seiner Beobachtungen zu geben. Milne-Edwards hat zwar seine Beschreibungen mit zahlreichen Abbildungen begleitet, und auch die Larvenformen von Clavelina sind auf Taf. II gezeichnet; aber bei der damaligen Untersuchungsmethode sind ihm selbst die gröberen anatomischen Verhältnisse entgangen. — Das Aufsehen, welches fast 20 Jahre später Kowalewsky's (No. 29) Entdeckung des Chordastranges im Larvenschwanze machte, ist bekannt. Seither wurde das Objekt vielfach nachuntersucht, und es wurden seinen Angaben mehrere anatomische und histologische Details hinzugefügt. Nichtsdestoweniger hatte ich das, was Kowalewsky in seiner zweiten Arbeit selbst darüber berichtet hat, für das Wichtigste.

1875 hat sich K. B. Reichert (No. 47) veranlasst gefühlt, eine sieben Bogen starke, mit 5 Tafeln versehene Abhandlung in

Quart über die Anatomie des Ascidienlarvenschwanzes erscheinen zu lassen. R. untersuchte die Larve von Botryllus violaceus und weicht in mehrfacher Beziehung von seinen Vorgängen ab.

Ich zweifle durchaus nicht, dass die Larven der zusammengesetzten Ascidien einfacher organisirt sein werden, aber manches in R. Darstellung scheint mir denn doch dem Thatbestande nicht zu entsprechen und auf eine ungünstige Konservirung seiner Objekte schliessen zu lassen. So hat R. die ektodermale Hautschicht im Schwanze, die gewiss vorhanden sein wird, ganz übersehen, wenn nicht seine Fett- und Oeltropfen auf Taf. II als die Ektodermkerne zu deuten sind. Interessant sind seine Beobachtungen über die Muskelzellen. R. hat durch Behandlung mit Reagentien die einzelnen Muskelzellen isoliren und ihre Grenzen scharf umschrieben sehen können. Sind nun seine Beobachtungen richtig, so sind die einzelnen Muskelzellen im Larvenschwanze des Botryllus nicht spindelförmig und ineinander greifend, sondern sie erscheinen von der Fläche gesehen als Rechtecke und sind vollkommen reihenweise angeordnet. In diesem Falle hätten wir also einen Uebergang zu der Muskelzellenanordnung wie sie sich bei Amphioxus vorfindet und auch an Appendicularien von Langerhans und Fol beschrieben wurde. Ein Umkreis von Muskelzellen setzt sich nach R. (Taf. IV, Fig. 7) aus 8 Elementen zusammen, die dann einem Muskelsegment des Amphioxus — das ja ebenfalls nur in seiner Länge aus Einer Zelle besteht — entsprechen würden. — Was aber die feinere Struktur der Muskelzellen selbst anbelangt, so kann ich nicht umhin, zu erklären, dass mir R. Beobachtungen wenig Vertrauen zu verdienen scheinen. Muskelfibrillen leugnet er durchaus, und es sollen die Kontraktionen von dem ganzen Protoplasma der Zellen ausgeführt werden. R. zeichnet sogar einige Figuren, die bei dieser Zellaktion hervorgebracht würden.

Auch Giard (No. 14) hat einige freischwimmende Larven von zusammengesetzten Ascidien beschrieben und abgebildet. Leider lässt die ausserordentliche Kleinheit der Zeichnungen nicht immer die Organisation scharf erkennen.

Was speziell die freischwimmende Larve von Clavelina anbelangt, so fand ich dieselbe höher organisirt als die der einfachen Ascidien. Namentlich ist der Darmtraktus komplizirter gebaut und lässt alle Theile des ausgebildeten Stadiums bereits als gesondert erkennen. Doch muss ich hier nochmals erwähnen, dass mit dem freischwimmenden Stadium eine bis in's Detail ge-

nau bestimmte Organisation nicht verbunden ist, vielmehr hier eine ausserordentliche Variabilität nicht zu verkennen ist. Der Uebergang vom Embryonal- zum freien Larvenleben ist ein äusserlich so scharf markirter und plötzlicher, dass es mir geeignet zu sein schien, die kurze Zeit des freien Entwicklungslebens in einem besonderen Kapitel zu besprechen. Freilich lässt sich dies von der Entwicklung der Organe, deren Verfolgung eigentlich Hauptzweck dieser Untersuchung war, nicht sagen, und man kann Embryonen noch im Follikel eingeschlossen finden, die in der Ausbildung mancher Theile von freien Larven nicht erreicht werden.

Sobald der Follikel durch die Bewegungen des Schwanztheiles zum Platzen gebracht worden ist, schlüpft der Embryo aus. Der Schwanz, der, von der Follikelhülle beengt, den Vorderleib umwachsen hatte, streckt sich gerade und bewegt die Larve durch seine Schläge schwimmend umher. Er übertrifft den Vorderkörper um das zwei- bis dreifache an Länge.

1. Der vordere Leibesabschnitt.

Ich habe der im vorigen Kapitel für die vierte Entwicklungsperiode gegebenen Beschreibung nur sehr wenig hinzuzufügen. Die äussere Form bleibt der für die letzten Embryonalstadien beschriebenen ganz ähnlich; nur schreitet die Abtrennung des Stolo weiter vor, indem die Furche sich tiefer vorgeschoben hat.

Im Darmtraktus kommen die oben bereits erwähnten Abschnitte des Kiemendarmes, Oesophagus, Magens, Mittel- und Enddarmes schärfer zur Sonderung, und das Herz beginnt zu pulsiren. Den Nerven- und Sinnesapparat sowie die Flimmergrube habe ich in der Beschreibung der vierten Entwicklungsperiode durch das freie Larvenstadium hindurch verfolgt und werde erst im folgenden Kapitel in der Schilderung fortzufahren haben.

Weiter entwickelt erscheint der Peribranchialraum, der jetzt fast ausnahmslos schon nur durch eine Oeffnung, der Egestionsöffnung, in der dorsalen Medianlinie nach aussen mündet. Stets sind jederseits nur zwei Kiemenspaltenreihen vorhanden, doch ist die Zahl der Oeffnungen vermehrt und kann fünf in jeder Reihe erreichen. Die Spalten selbst sind grösser geworden, und namentlich die dorsalen von der kreisförmigen Form in eine elliptisch langgezogene übergegangen.

Bei dem Verwachsen des Peribranchialraumes haben sich unter diesem die seitlichen Kiemendarmwände in der zwischen den beiden Kiemenspaltenreihen gelegenen Zone in die Tiefe ge-

senkt und geben so dem ersten Flimmerreifen (*fr* Fig. 57) den Ursprung. Am Besten lassen sich diese Vorgänge an einem Längsschnitte durch den Kiemendarm illustriren. In Fig. 67 ist ein Schnitt abgebildet, der genau zwischen zwei oberen und zwei unteren Kiemenspalten hindurchgeführt wurde. Es lässt sich daraus auch schliessen, dass die obere und untere Kiemenspaltenreihe nicht in derselben Ebene liegen, sondern nahezu senkrecht zu einander stehen. Der Peribranchialraum erscheint nemlich im Durchschnitte in der Form eines Dreieckes, dessen Basis *(b)* dem Hauptepithel *(a)* zugekehrt ist, dessen beide Schenkel aber der eingefurchten Entodermwand anliegen. Zwischen dieser und den beiden Schenkeln kommt die obere und untere Kiemenspaltenreihe zum Durchbruche.

Soviel ich beobachten konnte, kommt während der wenigen Stunden des freischwimmenden Larvenlebens nur Ein neues Gebilde zur Ausbildung. Es ist das die Längsmuskulatur, die sich aus den freien Mesodermzellen bildet (*l m* Fig. 48). In der vierten Entwicklungsperiode haben wir die Umwandlung der Mesodermzellen zu Blutkörperchen und Bindegewebszellen kennen gelernt. Erstere lassen nicht immer einen scharf gesonderten Kern unterscheiden, indem meistens die Kernsubstanz in einzelne Partikelchen aufgelöst ist; die Bindegewebszellen zeigen die mannigfachsten Formen und haben sich zwischen den einzelnen Organen festgesetzt, denen sie theilweise zur Stütze dienen. Die zur Muskulatur bestimmten freien Mesodermzellen ziehen sich spindelförmig aus und reihen sich zu Zellfäden aneinander, wie ich dies bereits bei den Knospen beschrieben habe.

Interessant ist das Auftreten der Längsmuskulatur noch im freischwimmenden Larvenstadium, wenn also von einer Rückbildung im Schwanze keine Spur ist. Es wird dadurch bewiesen, dass wenigstens ein Theil der persistirenden Muskulatur der Ascidie sich aus Mesodermzellen bildet, die vorher noch keine Funktion ausgeübt haben. Ob aber nicht weiterhin Zellen hinzutreten, die aus den rückgebildeten Schwanzmuskelzellen hervorgegangen sind, lässt sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Das Eine aber bleibt gewiss, dass aus der gemeinsamen Anlage des Mesoderms beide, von Hertwig (No. 25) als in fundamentalem Gegensatze stehend aufgefassten Muskelarten hervorgehen: die epitheliale Muskulatur des Schwanzes und die Mesenchymmuskeln des vorderen Leibesabschnittes.

2. Der Larvenschwanz.

Obwohl der Larvenschwanz schon während der Embryonalzeit fast seine definitive Ausbildung erlangt, habe ich doch die genauere Beschreibung für dieses Kapitel aufgespart, weil durch seine Thätigkeit das freischwimmende Larvenleben überhaupt erst ermöglicht wird. Sobald nach einigen Stunden seine Beweglichkeit erlahmt, verfällt die Larve einer rückschreitenden Metamorphose.

Die Chorda.

Ich habe die Chordabildung bis zu dem Stadium der geldrollenartigen Anordnung der Zellen zu einer Reihe beschrieben (Fig. 44). Sehr bald beginnt nun das Auftreten von Vakuolen zwischen den einzelnen Zellen und zwar stets im Centrum der kreisförmigen Berührungsfläche je zweier Zellen (Fig. 49 Abschn. E). Der Beginn der Vakuolenbildung ist deutlich zu sehen am lebenden Embryo, und in Fig. 46 findet sich eine Abbildung davon. Die Substanz der Chordazellen ist nicht vollkommen homogen, sondern zeigt da und dort auch gröbere Granulationen und Fetttropfen.

Die Vakuolen nehmen an Grösse zu und werden beinahe kugelförmig (Fig. 49 Abschn. D). An Präparaten, die in Pikrokarmin gefärbt wurden, sind die Grenzen der einzelnen Chordazellen noch wahrzunehmen. Endlich durchsetzen die Vakuolen, sich ein wenig in die Länge ziehend, die ganze Breite des Chordastranges (Fig. 49 Abschn. C), so dass die dazwischen liegenden Zellen die Form von bikonkaven Fischwirbeln erlangt haben, die sich am äussersten Umkreise jederseits noch berühren. Vergrössern sich dann weiterhin die Vakuolen, so werden die einzelnen Zellen vollständig isolirt, wie dies auf der rechten Seite der Figur 51 zu sehen ist. In Osmiumpräparaten erscheint die Substanz der Chordazellen grob gekörnt; der Kern tritt nach Karminfärbung ebenso deutlich hervor wie der Muskelkern. In Figur 49 Abschn. B sind die Vakuolen sehr gross geworden und die eigentliche Zellsubstanz erscheint zu dünnen, schwach gekrümmten Scheiben reduzirt, die in ihrer Mitte den Kern tragen und zur Längsrichtung des Schwanzes nahezu senkrecht stehen. Damit ist der Höhepunkt der Chordaorganisation im Larvenschwanze der Clavelina erreicht, und es leitet sich jetzt die Rück-

bildung desselben ein. Einen kontinuirlich homogenen Axencylinder habe ich in keinem Falle beobachten können.

Bei Perophora Listeri reicht die Entwicklung der Chorda ein wenig weiter, und ich will die folgenden Stadien, die sich vollständig an die letzten Umbildungsstufen von Clavelina anschliessen, mit wenigen Worten hier noch beschreiben.

In Fig. 54 ist ein Entwicklungsstadium der Chorda gezeichnet, welches dem für Cavelina in Fig. 51 abgebildeten vollkommen entspricht und keiner weiteren Erläuterung bedarf. Ein weiteres Stadium findet sich bei schwächerer Vergrösserung in Fig. 53 abgebildet; es fügt sich eng an das für Clavelina in Fig. 49 Abschn. B als Endstadium gezeichnete. In Fig. 55 endlich zeigt sich die Substanz fast aller Chordazellen mit ihren Kernen an die Wand gedrückt, und nur hie und da ist eine zu sehen, welche noch die Mitte des Cylinders einnimmt. Ueber die Natur der homogenen Masse, welche die Zellsubstanz verdrängte, bin ich hier zu keiner Entscheidung gekommen. Die wandständigen Chordazellen bilden eine Art Chordascheide. —

Die Vakuolenbildung und die damit verbundene Veränderung der Form der Chordazellen kann ich nur so verstehen, dass dadurch einmal eine Streckung des schwer zu ernährenden Schwanzes ermöglicht wird, zweitens die Beweglichkeit dieses ausschliesslich der Lokomotion dienenden Organes durch die leichte Verschiebbarkeit zwischen den zuerst durch eine kleine Fläche sich berührenden, dann ganz isolirten Zellen der Chorda erhöht wird. Auch der Festigkeit des ganzen Gebildes wird durch die Vakuolisirung nur in geringem Masse Eintrag geschehen können, wie es ja zur Genüge bekannt ist, dass ein solider Stab, wenn er zur Röhre ausgehöhlt wird, in viel bedeutenderem Masse an Gewicht als an Tragfähigkeit verliert.

Die Muskulatur.

Ich habe bereits im vorhergehenden Kapitel die Umbildung der beiden seitlichen Mesodermstreifen zu zwei Muskelbändern beschrieben, die durch die langgezogene sechseckige Form ihrer zelligen Elemente charakterisirt waren. Wir haben auch erfahren, dass ein jedes Band aus drei Zellreihen besteht, die sich so angeordnet haben, dass die Stelle der grössten Breite in den Zellen der beiden seitlichen Reihen an die Grenze einer vorderen und hinteren Muskelzelle der mittleren Reihe zu liegen kommt, wie dies in Fig. 49 Abschn. A verdeutlicht.

Was aber die epitheliale Muskelzelle als solche kennzeichnet, ist die eigenthümliche Ausbildung der Fibrillen, welche ich hier genauer beschreiben muss. Eine jede Muskelzelle scheidet sowohl an der der Chorda als auch an der dem Hautepithel zugekehrten Seite, ausserdem die das Nervenrohr und den Entodermfortsatz begrenzenden Zellen an der diesen Gebilden zugewendeten Fläche Fibrillen aus (Fig. 52). Betrachtet man einen Muskelstreif bei oberflächlicher Einstellung, so erkennt man, dass die Fibrillen nicht in der Längsrichtung der Zellen verlaufen, sondern diese unter einem spitzen Winkel kreuzen und parallel zur Zellgrenze verstreichen (Fig. 49 Abschn. A).

Führt man stärkere Vergrösserungen ein, so zeigt es sich, dass die Fibrillen quergestreift sind (Fig. 50). Bei tieferer Einstellung des Tubus stösst man auf die untere, der Chorda anliegende Fibrillenschicht, deren Elemente ebenfalls quergestreift sind, mit den oberen aber nicht parallel laufen, sondern diese unter einem spitzen Winkel schneiden.

Sie streichen nemlich in der Richtung, welche die andere Zellkante anzeigt. In Fig. 50 sind auf der einen Hälfte der Abbildung die oberen Fibrillen, auf der andern die unteren eingezeichnet, so dass die Richtungen ihres Verlaufes leicht verglichen werden können.

Die einzelnen Zellen sind ganz fest mit einander verbunden, und die Fibrillen erstrecken sich ohne Unterbrechung immer durch drei Muskelzellen. Hatschek hat für Amphioxus angegeben, dass die Fibrillen sich durch die ganze Länge des Thieres kontinuirlich hinziehen. Hier ist das nun nicht möglich, weil die Fibrillen schräg zur Längsrichtung verstreichen, und so also sehr bald an das Nervenrohr und ventral an das Entoderm gelangen müssen, wo sie endigen.

Was die Fibrillen anbelangt, welche auf dem Querschnitte in Fig. 52 dem Nervenrohr und Entoderm anliegen, so scheint es mir das Wahrscheinlichste zu sein, dass es dieselben Fibrillen sind, welche an der äusseren, der Haut zugekehrten Seite hinliefen und dann, sobald sie den Zellrand erreicht hatten, seitlich umbogen. Dass auch Fibrillen, die der Chordaseite anlagen, seitlich umliegen, scheint mir, nach den Querschnitten zu urtheilen, unwahrscheinlich, weil ich die innere und seitliche Zellwand stets unter einem scharfen Winkel aneinander stossend fand, während an der äusseren Seite stets eine Rundung und ein allmähliger Uebergang anzutreffen ist.

Bei Betrachtung des Muskelbandes von der Fläche aus sieht man den Kern als grosses, rundliches Gebilde in der Mitte der Zelle liegen. Auf Querschnitten liegt er entweder der inneren Fibrillenschicht dicht an oder doch wenigstens derselben nahe gerückt.

Die Grenzen der einzelnen Muskelzellen sind auch auf dem Querschnitt zu sehen, doch habe ich an ihnen nie Fibrillen bemerken können. — Zuerst scheint die äussere und erst später die innere Fibrillenschicht aufzutreten, denn ich habe Querschnitte durch Embryonen gefunden, auf welchen letztere noch nicht zu erkennen war.

Das Nervenrohr und das Entoderm.

Ueber beide Gebilde bin ich hier nur wenige Worte zu sagen im Stande, weil ich sie bereits im vorigen Kapitel bis nahe zu ihrer definitiven Ausbildung verfolgt habe. Das Nervenrohr wird zu einem immer feineren Kanale, der dorsal zwischen die beiden Muskelbänder eingesenkt ist. Auf dem Querschnitt erscheint er von zwei oder drei (Fig. 52) Zellen begrenzt, die nicht scharf von einander zu sondern sind.

Ventral liegt der Entodermfortsatz, den wir oben als zwei Zellreihen beschrieben haben. Bei der enormen Längsstreckung des Schwanzes scheinen sich dieselben stets zu Einer Reihe in einander zu schieben. Eine solche Entodermzelle ist auf dem Querschnitt (Fig. 52) zu sehen. Der Kern der Zelle ist verhältnissmässig sehr gross und besitzt einen Nucleolus.

Das Ektoderm und der Cellulosemantel.

Das ektodermale Hautepithel zieht sich zu einem äusserst feinen Plattenepithel aus (Fig. 46), das im lebenden Objekte der Muskelschicht ziemlich dicht anliegt, über dem Nervenrohr und der entodermalen Zellreihe aber, die nicht die Höhe der Muskelzellen erreichen, einen kleinen Spaltraum freilässt, der nach vorn zu in die primäre Leibeshöhle des Thieres übergeht. An konservirtem Materiale werden die Spalträume weiter, und an Querschnitten erscheint das Hautepithel allseitig mehr oder minder weit abgehoben. Dorsal und ventral verläuft in der Medianebene ein Streif, in welchem die Zellen des Plattenepithels eine bedeutendere Dicke erreichen, was am deutlichsten auf einem Querschnitt (Fig. 52) zu sehen ist. Ausserdem geht am äussersten Schwanzende das Plattenepithel in ein Cylinderepithel über, in welchem

allerdings die Zellen ebenfalls nur sehr klein sind (Fig. 49 Abschn. E).

Von grosser Wichtigkeit ist die Bildung des Cellulosemantels im Schwanzabschnitte, indem erst durch sie eine intensivere Lokomotion ermöglicht wird; ja es dürfte fraglich sein, ob der fadenförmige Schwanzanhang allein, ohne Mantel überhaupt im Stande wäre, den mächtigen Vorderkörper durch seine peitschenförmigen Schläge in Bewegung zu setzen. Dies schon lässt voraussetzen, dass der Cellulosemantel bei der Sprengung des Follikels bereits fertig gebildet sein muss und demnach einzig ein Produkt des Embryonallebens ist. In der That kann man denn auch seinen Bau an den alten Embryonen studiren. Die Untersuchung ist an den Larven aber eine viel leichtere, und ausserdem werden durch die Pressung des Follikels in den Embryonalstadien stets einige Verschiebungen und Verzerrungen herbeigeführt.

Die flossenartige Ausbildung des Cellulosemantels im Schwanze ist — soviel mir bekannt — zuerst von Krohn (No. 39 p. 318) beobachtet worden. Ausführlichere Mittheilungen hat Reichert in seiner oben bereits erwähnten Abhandlung gemacht, in welcher zuerst die streifenförmigen Figuren des Mantels beschrieben werden. Nur kann ich Reicherts Auffassung des Cellulosemantels nicht verstehen, wenn er in ihm „an keiner Stelle ganze Zellkörper oder Theile derselben“ vorhanden sein lässt (No. 47 p. 156) und sich auch unter ihm kein Zellepithel findet, aus dem er als eine rein kutikulare Ausscheidung hätte hervorgegangen sein können.

Das Austreten der Hautepithelzellen zur Bildung des Mantels erfolgt nicht auf der ganzen Oberfläche des Schwanzes in gleicher Weise. In der Medianebene ist es ausserordentlich bedeutend, in der Region der seitlichen Muskelbänder nur sehr spärlich. Die Ursache hiervon scheint mir die eigenthümliche Lagerung des Schwanzes zu sein, der an der Seite des einen Muskelstreifens, dem Follikel, an der des anderen, dem Vorderleib des Embryo selbst ganz dicht anliegt, so dass nach diesen beiden Richtungen hin von vorn herein das Wachsthum des Cellulosemantels ein beschränktes sein muss. So versteht sich auch die eigenthümliche Drehung des Larvenschwanzes um seine Axe, die ich im vorigen Kapitel beschrieben habe, und die darauf hinausläuft, ein Wachsthum des Mantels über dem Nervenrohr und Entoderm zu ermöglichen, damit die Aktion der seitlich gelegenen Muskel nicht wirkungslos bleibe.

Wie gesagt also, der Cellulosemantel bildet sich nicht nach

allen Richtungen hin gleichmässig, und so kommt es zur Ausbildung eines seitlich stark komprimirten, in der Medianebene lang gestreckten Ruderorganes.

Betrachtet man den Larvenschwanz von der Seite der Muskelbänder aus, so zeigt sich das Cellulosegebilde von ansehnlicher Breite, hinten um ein Beträchtliches über das Hautepithel hinausreichend, lanzettförmig zugespitzt (Fig. 49). Ein ganz ähnliches Bild erhält man bei seitlicher Betrachtung des Larvenschwanzes von Perophora, das in Fig. 53 gezeichnet ist.

Sieht man aber den Schwanz der Larve von der Seite des Nervenrohres oder der entodermalen Zellreihe aus, so ist das Bild ein wesentlich anderes. Der Mantel erscheint jetzt (Fig. 51) auf beiden Seiten äusserst schmal und scharfzackig konturirt. In beiden Ansichten findet man bei gefärbten Präparaten im Mantel deutliche Zellen (*tz*), die meist bläschenförmig sind und einen stark gefärbten wandständigen Kern besitzen. In der zweiten Ansicht findet man im Mantel, entsprechend seiner geringen Dicke, nie mehr als Eine ausgewanderte Zellreihe (Fig. 51 u. 46).

Ein richtiges Bild von der Form des Mantels und von seiner Bedeutung für die Lokomotion erhält man auf Querschnitten, von denen einer in Fig. 52 abgebildet ist und nach dem bisher Gesagten keiner weiteren Erläuterung bedürfen wird.

Es erübrigt mir nur noch auf die streifenförmige Zeichnung hinzuweisen, welche sich an gefärbten Präparaten im flossenförmigen Schwanzanhange des Cellulosemantels zeigt und in der That lebhaft an die Flossenstrahlen homocercer Fische erinnert. In Fig. 49 ist im hintersten Abschnitte die Strahlenzeichnung eingetragen, und noch eleganter ist das Bild, das man im Schwanzende von Perophora sieht und das in Fig. 53 wiedergegeben ist. In beiden Fällen ist der äusserste Saum des Mantels von der Streifung frei. Die Strahlen divergiren nach aussen zu. Sowohl die oberen wie die unteren nähern sich jederseits der Mittellinie von hinten nach vorn zu einen leichten Bogen beschreibend, dessen konvexe Seite nach der Mittellinie zu gerichtet ist. Doch bedarf es hier keiner weiteren Beschreibung, weil die Abbildungen allein zum Verständniss genügen. Bei Perophora habe ich die Streifung bis in den vorderen Theil des Schwanzes verfolgt, wo sie dann eine parallele wird.

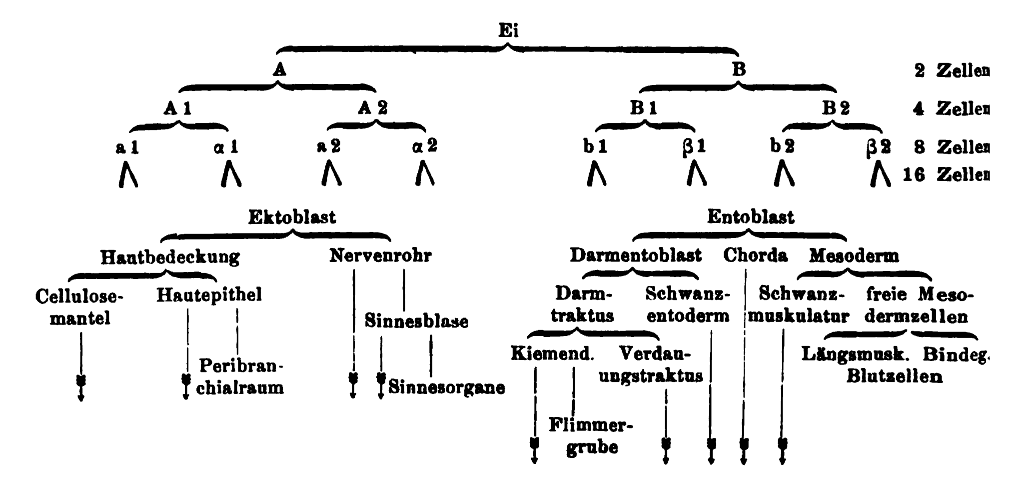
Was nun den Ursprung der Streifung anbelangt, so kann ich nur Reichert beistimmen, wenn er sagt, dass die Regelmässigkeit und Beständigkeit der Erscheinung unzweifelhaft beweise,

dass von einer zufälligen Faltenbildung in der Flosse nicht die Rede sein könne. Auch mir scheinen die Bilder auf eine strahlartige Anordnung einer Substanz im Mantel hinzuweisen, die sich entweder chemisch oder vielleicht auch nur durch eine festere Konsistenz von der übrigen Cellulosesubstanz des Mantels unterscheidet. Die intensivere Färbung der Strahlen in Pikrokarmin allein erlaubt nicht, einen sicheren Schluss zu ziehen.

Hiermit bin ich am Schlusse der Beschreibung der aufsteigenden Entwicklung angelangt. Am Ende dieser Periode sind noch alle Organe einschichtig, und sie liessen sich ihrer Entstehung nach auf Faltenbildungen aus den beiden primären Keimblättern zurückführen. Nur die frei zwischen äusserer Hautbedeckung und Darmtraktus eingestreuten Zellen haben sich bei der Zelltheilung von einer ursprünglich epithelialen Schicht losgelöst.

Bevor ich zur Beschreibung der letzten Entwicklungsperiode übergehe, in welcher wichtige Theile des Larvenkörpers rückgebildet werden, will ich eine schematische Darstellung des Entwicklungsganges bis zum Schlusse des freischwimmenden Stadiums geben.

Schematische Darstellung der Ascidienentwicklung während der Embryonal- und Larvenzeit.



Die Buchstaben im ersten Theile des Schemas beziehen sich auf die Bezeichnungen der Furchungskugeln, die in Tafel I und II neben die betreffenden Zellen gesetzt sind.

Auf dem achtzelligen Stadium zeigen die griechischen Buchstaben die Furchungskugeln an, aus welchen sich später das Entoderm bildet, die lateinischen diejenigen, aus welchen das Ektoderm entsteht.

III. Die Ausbildung zur festsitzenden Ascidie.

Sechste Entwicklungsperiode.

In diesem Kapitel sollen die letzten Umbildungen besprochen werden, welche die freischwimmende Larve erfährt, um sich zu einer festsitzenden Ascidie auszubilden, die zum Mutterthiere eines neuen Stockes zu werden bestimmt ist. Es gelang mir, in den Aquarien der Triester Station, Larven, die sich eben festgesetzt hatten, dreiunddreissig Tage lang am Leben zu erhalten und bis zu einem Stadium zu verfolgen, auf welchem sie sich von den alten Stockindividuen nur durch geringere Grösse, den Mangel der Geschlechtsorgane und eine kleinere Zahl von Kiemenspaltenreihen auszeichnen. Dass es mir trotz aller Pflege nicht möglich war, die Stockbildung zu erzielen, habe ich bereits erwähnen müssen.

Es ist nicht meine Absicht, in diesem Abschnitte die histologischen Umbildungen bis in's Detail zu beschreiben, vielmehr habe ich es mir zum Ziele gesetzt, die einzelnen Organe in ihrer Entwicklung zu verfolgen, und auf die Keimblätter zurückzuführen. Freilich musste ich dabei auch die Umformung der embryonalen Zellen und die Art und Weise ihres Zusammentretens zur Bildung des betreffenden Organes auseinandersetzen; eine histologische Untersuchung des ausgebildeten Thieres liegt aber nicht im Bereiche dieser Abhandlung.

Die letzten Entwicklungsvorgänge, die ich beobachtete, sollen in zwei Abschnitten besprochen werden. In dem ersten wird die Resorption des Larvenschwanzes, im zweiten die Ausbildung zur fertigen Clavelinaform abgehandelt werden.

1. Die Festsetzung und der Degenerationsprozess.

Hat der Embryo die Follikelhülle gesprengt, so schwärmt er nur wenige Stunden frei umher, um einen passenden Ort zur Festsetzung zu finden. Sobald diese erfolgt ist, leiten sich die

Vorgänge ein, welche sehr bald mit der vollständigen Resorption des ganzen Lokomotionsorganes ihren Abschluss finden. Kupffer glaubte in einer mangelhaften Ernährung des Larvenschwanzes die Ursache seiner Rückbildung erkannt zu haben. Mir aber scheint die Vorstellung schwierig, dass ein Organ aus embryonalem Zellmateriale wohl sich bilden, dann aber, sobald gerade eine selbständige Nahrungsaufnahme dem jungen Thiere möglich wird, nicht genügend ernährt werden könne. Und für's Zweite will sich mir die Erscheinung, dass die Einrollung des Schwanzes am proximalen Ende beginnt, mit Kupffers Erklärung nicht recht in Einklang bringen lassen. Doch wüsste ich für diese Vorgänge in der Entwicklung der Ascidien ebenso wenig eine mechanische Erklärung zu geben, wie für das Abwerfen von Larvenorganen in anderen Thierklassen, und ich kann sie nur durch Vererbung aus einem phylogenetischen Prozess überkommen auffassen.

Die Festsetzung erfolgt mittelst der Haftpapillen, die am vordersten Ende des Stolo liegen, so dass also das Thier mit der Mundöffnung nach unten gekehrt ist. Indem sich aber der Stolo, der — wie wir erfahren haben — anfänglich der ventralen Leibeswand der Larve dicht anliegt, von dieser immer mehr abhebt, bildet die Längsaxe des Thieres mit der Wand des Gegenstandes, an welchem die Larve sich festsetzte, einen immer spitzeren Winkel (Fig. 56), während sie anfänglich nahezu senkrecht zu ihr stand. Bald läuft die Hauptaxe zum Boden parallel, und schliesslich kommt sogar die Mundöffnung nach oben zu liegen, während das hintere Leibesende der Anheftungsstelle zugekehrt ist (Fig. 57). Der Stolo, dessen Hohlraum eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle ist, sitzt jetzt ventral unterhalb des Herzens am Ascidienleib, weil die Furche, welche unterhalb des Mundes aufzutreten begann, parallel zur Längsrichtung bis zu dieser Stelle vorgeschritten ist. Somit ist also die Kommunikation zwischen Leibes- und Stolonenhöhle eine bedeutend engere geworden, wie dies die Figuren 56 u. 57 erläutern. Es sei hier nun nochmals erwähnt, dass diese seltsame Drehung der Larve nicht etwa durch Lageveränderung der Organe innerhalb des Larvenleibes selbst hervorgerufen wird, sondern nur dadurch bedingt ist, dass der Haftstolo vom Körper sich abhebt, anfangs einen spitzen, schliesslich einen stumpfen Winkel mit diesem bildend.

Was den Haftstolo selbst betrifft, so kann er auf diesem Stadium schon die verschiedensten Variationen zeigen. Meist hat er sich röhrenförmig ausgebildet, und die um die Haftpapillen in der

früheren Entwicklungsperiode aufgetretenen Furchen haben die von ihnen eingeschlossenen Abschnitte zu astförmigen Gebilden werden lassen, die sich weiterhin selbst wieder verzweigen können.

Was nun die Resorption des Larvenschwanzes anlangt, so bin ich nicht in der Lage, darüber alle Details berichten zu können. Der Prozess beginnt damit, dass die inneren Schichten des Schwanzes sich aus dem ektodermalen Hautrohr herausziehen, wie ein Finger aus einem Handschuhe, und sich dorsal vom verdauenden Theile des Darmtraktus spiralförmig aufrollen. Auch der Ektodermschlauch des Schwanzes wird verkürzt (Fig. 56), und seine Plattenzellen verkürzen und verdicken sich dabei. Während dieser Kontraktion werden eine Menge von Ektodermzellen losgetrennt und kommen theils in die primäre Leibeshöhle, theils in den Hohlraum des Schwanzmantels hinein, der durch das Einziehen des Schwanzes selbst entstanden ist. In letzterem Falle haben sie für das Thier keine Bedeutung mehr und werden später zugleich mit der Cellulosehülle des Schwanzes, die man noch sehr lange an der jungen Ascidie angeheftet finden kann, abgestossen. Ich kann somit Kupffers Beobachtung, dass der Schwanzmantel ebenfalls eingezogen und nicht abgestossen würde (Kupffer No. 40 p. 162), hier bei Clavelina nicht bestätigen. — Die Ektodermzellen, welche in die Leibeshöhle gelangen, werden zu freien Mesodermzellen oder dienen als Nährmaterial.

Während der spiralartigen Aufrollung der inneren Schichten des Schwanzes lösen sich nur wenige Zellen los, um sofort als freie Mesodermzellen in den Blutkreislauf einbezogen zu werden. Die Auflösung des spiralig aufgerollten Schwanzes erfolgt allmählig; immer mehr Zellen lösen sich los und werden durch die Blutwellen in entlegene Körpertheile übergeführt. Die zurückbleibenden verwandeln sich in einen formlosen, gelblich braun gefärbten Zellhaufen, der in Folge des Wachsthumes des Ascidienleibes scheinbar nach vorn gerückt erscheint und dorsal vom vorderen Magentheil zu liegen kommt (Fig. 70). Schliesslich löst auch dieser sich auf, und es ist vom resorbirten Schwanzabschnitte nichts mehr zu finden. Das Schicksal der einzelnen Elemente zu verfolgen war mir nicht möglich. Ich weiss also nicht, ob es dieselben Zellen sind, welche das Nervenrohr gebildet haben und später an der Bildung des Ganglions sich betheiligen; ob die aufgelösten Muskelzellen zur Vergrösserung der bereits in Bildung begriffenen Längs- und Quermuskelzüge beitragen; welche Rolle weiterhin gerade die Entoderm- oder Chordazellen spielen. Das

ist sicher, dass ein Theil der Schwanzzellen direkt zu freien Mesodermzellen sich umformt, dass aber auch ein Theil, und dies schienen mir vorwiegend die Entoderm- und Chordaelemente zu sein, einfach als Nährmaterial verwendet wird.

Auch im vorderen Leibesabschnitte der Larve wird das Nervenrohr, das einzige Gebilde, welches sich kontinuirlich durch beide Körperabschnitte erstreckt, mit den aus ihm hervorgegangenen Sinnesorganen rückgebildet. Der ganze Nervenapparat zerfällt nemlich in seine zelligen Elemente, die dann ebenfalls von den Blutwellen erfasst werden. Die Auflösung kann man am Besten in der Sinnesblase beobachten, und die beiden Pigmentanhäufungen in der Otolithenzelle und im Auge ermöglichen es, dieselben eine Zeit lang nach dem Zerfall im Blutkreislauf zu verfolgen. In Fig. 56 und 57 sind die beiden pigmentirten Stellen nach der Resorption der Sinnesblase bereits in Bewegung begriffen. In Fig. 70 ist eine in der Region des hintersten Darmabschnittes angelangt. Ein weiteres Verfolgen wird durch das Auftreten zahlreicher Pigmentzellen, das wir weiter unten kennen lernen werden, erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht.

2. Die junge Ascidie.

Während der Rückbildung des Nervenrohres und des Schwanzes treten im vorderen Abschnitte Veränderungen auf, welche das Larvenstadium zur definitiven Ascidienform überführen. Die Grössenzunahme des jungen Thieres erfolgt vorwiegend in der Richtung der Längsaxe des Körpers, so dass allmählig aus dem mehr plumpen Vorderleib der Larve die cylindrisch langgestreckte Gestalt der Clavelina hervorgeht. Die Durchsichtigkeit der Gewebe nimmt zu, und die junge Acidie bietet bei ihrer glashellen Beschaffenheit, den elegant geschwungenen Linien der weissen Pigmentstoffe, dem zarten Gelb des Darmes mit dem regen Flimmerspiel in den Kiemenspalten eines der schönsten mikroskopischen Bilder.

Die freien Mesodermzellen.

Nach der Auflösung der Gewebe im Larvenschwanze sind im Ascidienkörper zu epithelialen Schichten vereinigte Zellen des mittleren Keimblattes nicht mehr anzutreffen, und Nichts berechtigt mehr, die ausgebildete Ascidie dem Typus der Coelomaten zuzurechnen. Zwischen Haut- und Darmschlauch liegt die mächtige primäre Leibeshöhle, die von freien Zellen erfüllt ist. Alle

diese Zellen leiten sich in letzter Instanz von zwei epithelialen Zellstreifen her, die vom inneren Keimblatte ausgeschieden wurden. Ein Theil hat sich aus diesen bei der Zelltheilung auf noch embryonalem Stadium (in der dritten Entwicklungsperiode) losgelöst, ein anderer ist hervorgegangen aus den bereits zu bestimmt differenzirten Geweben vereinigten Zellen des Schwanzes. Eine Unterscheidung dieser beiden ihrer Genese nach verschiedenen Arten von Mesodermzellen ist mir auf dem bereits festgesetzten Stadium nicht möglich gewesen, und ich werde ihre weitere Ausbildung beschreiben, ohne auf den verschiedenen Ursprung Rücksicht zu nehmen.

Die mesodermalen Längsmuskelzüge, deren Bildung schon bei der freischwimmenden Larve begann, verlängern sich bedeutend, um die ganze Länge der Ascidie zu durchsetzen; ausserdem treten noch neue Stränge auf, welche alle gegen das hintere Körperende zu konvergiren und endlich (Fig. 71) gemeinsam hinter dem Herzen an einer knopfförmig aufgetriebenen Stelle, wie ich dies bereits in der Knospenentwicklung beschrieben habe, am Ektoderm sich inseriren. Nach vorn zu divergiren die einzelnen Längsmuskelzüge und lösen sich in eine Anzahl feinster Muskelfäserchen auf, deren Insertion ebenfalls am Hautepithel erfolgt. Auf dem Querschnitte erscheinen die Längsmuskelzüge als stark lichtbrechende kleine Körnchen (*lm*, Fig. 59 und 65). Eine Querstreifung dieser Muskel konnte ich nicht erkennen.

Ausser diesen Längsmuskelzügen kommen an der Ingestions- und Egestionsöffnung noch Ringmuskeln zur Ausbildung, denen die Aufgabe zukommt, die Siphonen zu schliessen, während deren Oeffnung wohl durch die Elastizität des äusseren Cellulosemantels erfolgen dürfte, der sich ein wenig in die Oeffnungen hinein erstreckt (Fig. 70). Das erste Auftreten dieser Ringmuskeln sah ich nicht lange nach der Festsetzung, wenn die Ingestionsöffnung sich siphoartig auszuziehen beginnt (Fig. 57). Es sind auch hier wieder freie Mesodermzellen, die zu Muskelzellen werden. Auf einem Querschnitt durch den Eingangssipho (Fig. 58) erkennt man die Umformung und Zusammenfügung der Mesodermzellen zu den Ringmuskeln.

Von dem in Fig. 70 abgebildeten Stadium an beginnt in vielen frei umherschwärmenden Mesodermzellen ein weisses Pigment aufzutreten, das bei durchfallendem Lichte schwarz erscheint. Bald sind die Zellen so stark pigmentirt, dass man vom Kern und Protoplasma nichts mehr wahrnehmen kann. Diese Pigment-

zellen werden durch die Leibesflüssigkeit im Körper umhergetrieben und sammeln sich an bestimmten Stellen zur Bildung der die Clavelina charakterisirenden weissen oder blassgelben Linien an. In Fig. 71 ist die Vertheilung der Pigmentzellen in der Leibeshöhle eingezeichnet. Ich brauche dies hier nicht erst besonders zu beschreiben, nachdem Milne-Edwards bereits den Verlauf der Linien richtig angegeben, in ihrer Deutung aber allerdings nicht ganz das Richtige getroffen hat (Milne-Edwards Nr. 45). Das Auftreten der Pigmentlinien in der Region des hinteren Darmabschnittes, namentlich am Magen beginnt erst später.

Aus dem Mesoderm entsteht weiterhin das erste mehrschichtige Organ des Ascidienleibes: das Ganglion und die sog. Hypophysisdrüse. Das Ganglion bildet sich bereits während des Zerfalles des Nervenrohres und der Sinnesblase, ob aber ausschliesslich aus den Elementen dieser, ist mir entgangen. Vom theoretischen Standpunkte aus dürfte es am wahrscheinlichsten sein, dass die Zellen, welche bereits in einer früheren Periode nervös funktionirten, auch weiterhin beim Aufbau des Nervencentrums sich betheiligen, während ein Wechsel der Funktion von Muskel- oder Stützzellen z. B. schwerer verständlich sein würde. Sobald die vollständige Auflösung der Sinnesblase erfolgt ist, wird ein dorsal der Flimmergrube dicht anliegender Zellhaufen als Ganglion kenntlich (Fig. 56 und 57), während die Hypophysisdrüse erst später auftritt (Fig. 70). In Fig. 69 ist das Ganglion der Flimmergrube dicht anliegend zu sehen; sowohl nach vorn als auch nach hinten geht von ihm ein starker Nervenast aus, während er selbst sich lappenförmig eingeschnürt hat. Unter der Flimmergrube befinden sich freie Mesodermzellen, aber von der Bildung der Drüse ist noch nichts zu erkennen.

Um die Entstehung des Ganglions eingehender studiren zu können, habe ich eine Anzahl von Querschnitten angefertigt. Dieselben beweisen, dass die Degeneration der Sinnesblase an der dorsalen Wand, in der Region des Auges beginnt, wenn die Larve sich festzusetzen im Begriffe ist; das ist der Zeitpunkt der Entstehung des Ganglions. Auf einem Querschnitt durch die Flimmergrube, auf einem Schnitte also, der zur Länge des Thieres nahezu parallel geführt wurde, zeigt sich die rechte Seitenwand der Sinnesblase noch als Plattenepithel (Fig. 61). Zwischen der Flimmergrube und der Hautschicht sind eine spindelförmig ausgezogene Mesodermzelle (*mz*) und eine der Wand der Grube dicht anliegende Zelle (*g*) getroffen, welche dem Ganglion angehört. Auf

einem weiteren Schnitt derselben Serie (Fig. 62) zeigt sich dasselbe als ein der Flimmergrube dicht anliegender Zellhaufen, während die seitliche Sinnesblasenwand noch besteht. Ueber die Provenienz dieser mesodermalen Zellen des Ganglions weiss ich nichts Sicheres zu sagen. Die beiden eben angeführten Bilder dürften aber mit Bestimmtheit gegen die Annahme sprechen, dass das Ganglion nur als der vordere Theil der Sinnesblase zu betrachten sei; vielmehr muss das Ganglion als eine Neubildung angesehen werden. Ussow (Nr. 54 und 55) hat, wie es scheint, die Entstehung des bleibenden Nervencentrums der Ascidien studirt; leider ist seine deutsche Mittheilung zu kurz gefasst, seine russische mir aber unverständlich.

Ob die Hypophysisdrüse, die bei Clavelina niemals den komplicirten Bau erreicht, der von Julin (Nr. 26) für die einfachen Ascidien genau beschrieben wurde, selbständig aus Mesodermzellen entsteht, oder nur aus den ventralen Theilen des Ganglions hervorwächst, kann ich ebenfalls mit Sicherheit nicht sagen. Bei Beobachtung des ganzen Thieres schien mir (Fig. 57) dieses Gebilde bei seiner Entstehung mit dem Ganglion in keinem Zusammenhange zu stehen. Querschnitte wieder führten mich zu der Ansicht, dass die Drüse sich bilde, indem das Ganglion ventralwärts um die Flimmergrube herumwüchse (Fig. 90). Vielleicht ist beides richtig, indem bei dem letzteren Modus der Bildung noch freie Mesodermzellen hinzutreten. In Fig. 70 und 72 ist der Flimmergruben- und Ganglienapparat nach dem lebenden Objekte gezeichnet wiedergegeben.

Das Entoderm und der Peribranchialraum.

Ich will hier im Anschlusse an das Nervencentrum gleich die Formveränderungen der Flimmergrube beschreiben. Wir lernten dieses Organ als einen vorn weiteren, nach hinten zu immer enger werdenden Kanal bei den ältesten Embryonen auf der vierten Entwicklungsperiode kennen. Weiterhin schnürt sich der vordere Theil durch eine Furche vom hinteren ab, erweitert sich beträchtlich, während der hintere um so enger wird und schliesslich einen Zellstrang darstellt, in welchem ein Kanal nicht mehr nachzuweisen ist (Fig. 69 und 72). Erst nach der Festsetzung der Larve, wenn der Flimmerbogen bereits zur Ausbildung gelangt ist (Fig. 69), beginnt die innere Seite der Grube zu flimmern (Fig. 72). Dass vom Ganglion sich ein Nervenstrang in die Flimmergrube erstreckt,

konnte ich hier ebenso wenig wie bei Salpa democratica erkennen, wo ihn Leuckart beschrieben hat.

Der Darmtraktus selbst hat bedeutende Veränderungen durchzumachen, bevor er seine definitive Gestalt erlangt.

An der siphoartig ausgezogenen Eingangsöffnung entstehen in einem dicht vor der Einmündung der Flimmergrube gelegenen Umkreise zapfenförmige, nach innen gerichtete Ausstülpungen. Da an dieser Stelle der Uebergang von Ektoderm und Entoderm erfolgt, ist die Entscheidung, welchem Blatte diese Bildung zuzurechnen sei, unmöglich. Zudem ist die Frage von nur untergeordneter Bedeutung, weil diese Zapfen erst so spät auftreten, dass die äussere Hautschicht sowohl wie das Entoderm den embryonalen Charakter vollständig verloren haben. Anfänglich bilden sich zwei solcher Ausstülpungen (Fig. 57 *lz*) später noch vier neue, so dass der weit offen stehende Mundeingang auf seiner inneren Seite sechs Lippenzapfen trägt, die wohl als Taster und Fangwerkzeuge beim Ergreifen der Nahrung dienen mögen (Fig. 71). In Fig. 69 und 72 sind die Lippenzapfen bei stärkerer Vergrösserung abgebildet; man findet in ihrem Inneren, das sich als eine Ausstülpung der primären Leibeshöhle darstellt, Blutkörperchen cirkulirend.

Im vorderen Abschnitte des Kiemendarmes, dicht hinter der Flimmergrube entsteht sehr bald nach der Festsetzung der Larve in der dorsalen und den beiden seitlichen Wänden eine bandförmige Verdickung (*fb* Fig. 56), die immer mehr ventralwärts vorschreitet und schliesslich am vordersten Ende des Endostyles jederseits bis in die Bauchfurche sich erstreckt (Fig. 57). Sehr bald erkennt man an der inneren, der Kiemendarmhöhle zugekehrten Seite eine lebhafte Flimmerung. Führt man durch den Flimmerbogen einen Querschnitt (Fig. 68), so ergibt es sich, dass seine Zellen cylindrisch sind, während die anderen Theile des Kiemendarmes bereits zu einem Plattenepithel geworden sind, und ausserdem springt an dieser Stelle die Kiemendarmwand in konvexem Bogen in die Athemhöhle vor. Auf den beiden Abbildungen Fig. 69 und 72 ist der dorsale Theil des Flimmerbogens im optischen Schnitte gezeichnet, und es zeigt sich da, dass die Flimmerung desselben in die der Flimmergrube kontinuirlich nach vorn zu übergeht.

An der ventralen Wand erlangt der Endostyl seine definitive Ausbildung. Man muss, um über seine Organisation sich klar zu werden, Querschnitte anfertigen. In Fig. 73 ist ein durch ein junges Thier einige Tage nach der Festsetzung angefertigter Schnitt

abgebildet. Die Bauchfurchen sind vertieft, die dazwischen liegende ventrale Zone des Kiemendarmes ist jederseits in zwei deutlich gesonderte Partien zerfallen, die in der ventralen Medianlinie durch ein mehrzellreihiges Zwischenstück, das hohe Geisselzellen trägt, verbunden sind. Der Uebergang von den aus Cylinderzellen zusammengesetzten seitlichen Partien des Endostyls zum Plattenepithel des Kiemendarmes wird wiederum jederseits durch ein Zwischenstück vermittelt, das die Basis der Bauchfurchen bildet und nach der Athemhöhle zu Bewimperung trägt. Ueber die Bedeutung der einzelnen Abschnitte will ich mich hier nicht weiter auslassen und verweise auf Fols (No. 8) Arbeit.

Damit hat der Endostyl eigentlich schon seine definitive Ausbildungsstufe erreicht, und seine weiteren Veränderungen beschränken sich im Wesentlichen auf eine Grössenzunahme. In Fig. 74 habe ich den Querschnitt durch den Endostyl eines Thieres von 23 Tagen nach der Festsetzung abgebildet. Die Vergrösserung, bei der er gezeichnet wurde, beträgt 270, während für das oben beschriebene Stadium eine 405fache eingeführt werden musste. Der Grund der Bauchfurchen zeigt sich mit Pigmentzellen vollständig erfüllt, die hier zur Bildung der oben bereits erwähnten weissen Linien sich angesammelt haben, welche (Fig. 71) seitlich von Endostyl hinziehen und diesem anscheinend in seiner dorsalen Partie eine weissliche Farbe verleihen. Zur Vergleichung habe ich in Fig. 75 den Querschnitt durch den Endostyl einer Kettenform von Salpa democratica-mucronata abgebildet. Die schöne blaue Färbung des Endostyls rührt hier von Pigmentkörnchen her, die sich in seinen dorsalen Zellen selbst abgelagert haben und in der Abbildung als schwarze Körperchen zu sehen sind.

Die Veränderungen in den seitlichen Wänden des Kiemendarmes werden bedingt durch die Beziehung, in welche sie zu der inneren Wand des Peribranchialraumes getreten sind. Die Bildung der beiden ersten Kiemenspaltenreihen haben wir schon bei den freischwimmenden Larven kennen gelernt. Lange Zeit nun bleibt diese unvermehrt, nur die Grösse der Spalten selbst nimmt zu, während der die beiden Reihen trennende erste Flimmerreifen vom Rücken her ventralwärts zu in seiner Bildung vorschreitet (Fig. 57) und dann gegen die Darmhöhle zu Flimmerhaare erhält.

Die dorsale Oeffnung des Peribranchialraumes, die Egestionsöffnung wird weiter, und um sie treten in ähnlicher Weise Ringmuskeln auf wie um die Ingestionsöffnung (Fig. 70). In der dorsalen Region heben sich die innere und die äussere Peribranchial-

wand sehr weit von einander ab, so dass ein sehr bedeutender Spaltraum entsteht, der aber, obwohl er mit dem Namen Kloake bezeichnet wird, für's Erste nichts anderes ist, als der dorsale Theil des Peribranchialraumes selbst (Fig. 76 und 77).

Die Vergrösserung der Kiemenspalten erfolgt vorwiegend in der Längsrichtung, so dass die fast kreisrunde Form derselben in eine äusserst langgestreckte, schlitzförmige übergeht (Fig. 70).

Entsprechend dem Alter der einzelnen Kiemenspalten und bedingt durch die noch geringere Ausbreitung des Peribranchialraumes nach der Bauchseite hin, nehmen die Kiemenspalten vom Rücken nach der Bauchseite an Grösse allmählig immer mehr ab, und nahe beim Endostyl zeigen kleine kreisrunde Fleckchen, das Auftreten von neuen Kiemenspalten an. Auf diesem Stadium, das sehr lange Zeit beinahe unverändert bleibt, gleichen die jungen Clavelinen so ausserordentlich der von Milne-Edwards (No. 45) als Clavelina pumilio beschriebenen und abgebildeten Form, dass ich die Vermuthung nicht unterdrücken kann, der französische Forscher habe Jugendstadien von Clavelina lepadiformis vor Augen gehabt.

Um diese Zeit, oder noch etwas früher tritt an den Wänden der Kiemenspalten die Bewimperung auf, welche die Cirkulation des Wassers durch die Ingestionsöffnung und den Kiemendarm in den Peribranchialraum und von da durch die Egestionsöffnung nach aussen ermöglicht. (Vergl. Fig. 76.) An einem stark vergrösserten Querschnitt durch die Region des Kiemendarmes eines jungen Thieres (Fig. 65) lässt sich leicht erkennen, dass nur die die Kiemenspalte unmittelbar umschliessenden Zellen zu Cylinderzellen geworden sind und lange Flimmerhaare tragen. Sowohl die Wand des Kiemendarmes als die innere Peribranchialwand *(c)* bleiben ziemlich flach, während die äussere Schicht des Peribranchialraumes *(b)* zu einem äusserst feinen Plattenepithel ausgezogen ist. Die zwischen je zwei Kiemenspalten gelegenen Röhren umschliessen Hohlräume, die der primären Leibeshöhle zuzurechnen und als solche von Mesodermzellen erfüllt sind. —

Die seitlichen Wände des Kiemendarmes, die wir früher in der Region des Flimmerreifens sehr stark nach innen eingeknickt fanden, ebenen sich, und bald liegt die Längsaxe einer oberen und einer unteren Kiemenspalte in einer Ebene.

Die hintere Wand des Kiemendarmes erscheint in der Mitte ein wenig gegen den Endostyl zu muldenförmig vertieft. Am Grunde dieser Vertiefung liegt die Oeffnung des Kiemendarmes in

den Oesophagus. Die Ansatzstelle ist trompetenförmig erweitert (Fig. 70). Der ganze verdauende Darmabschnitt hat sich nur wenig verändert; die einzelnen Theile sind etwas schärfer von einander gesondert, und im Oesophagus und Magen zeigt sich Flimmerbewegung.

Im hinteren Darmtraktus tritt in dieser Entwicklungsperiode ein neues Organ auf, die darmumspinnende Drüse. Sie bildet sich aus einer Ausstülpung des Mitteldarmes, dicht hinter dem Magenende. Bei der Knospenentwicklung von Clavelina habe ich die Entstehung dieses Gebildes bereits beschrieben, und halte es daher für überflüssig, den gleichen Entwicklungsvorgang hier nochmals auseinanderzusetzen. Die dendritischen Verzweigungen umspinnen den Enddarm, wie dies in Fig. 78 gezeichnet ist. Ueber die Bedeutung der Drüse bin ich nicht sicher, doch dürfte die Annahme am wahrscheinlichsten sein, dass sie als eine Art Leber funktionirt. Auf dem Querschnitte in Fig. 60 sind ebenfalls einige Aeste der Drüse getroffen worden.

Es bleibt mir nur noch, die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen zu beschreiben, eine Veränderung, durch welche mit einem Male die Aehnlichkeit der aus dem Ei entstandenen Form und der auf ungeschlechtlichem Wege gebildeten eine unverkennbare wird. Als ich bei den ersten Züchtungsversuchen die jungen Thiere nie über das Stadium der zwei Kiemenspaltenreihen hinausführen konnte, für welches wir in der Knospenentwicklung kein Homologon finden, da war ich überzeugt, dass der Generationswechsel bei Clavelina mit einem auffallenden Dimorphismus der beiden Generationen verbunden sein müsse.

Später gelang es mir, die festgesetzten Thiere nahezu fünf Wochen lebend zu erhalten, und da musste ich bald erkennen, dass von der dritten Woche an, die Aehnlichkeit mit den aus Knospen entstandenen Thieren immer auffälliger wird, und dass sich schliesslich beide Generationen kaum unterscheiden lassen, wenn nicht bereits die Anlage der Geschlechtsorgane auf die Stockform schliessen lässt.

Die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen erfolgt in der Weise, dass vorn und hinten gleichzeitig eine neue Reihe entsteht, welche sich dann von den beiden mittleren, die also die älteren sind, ebenfalls durch einen Flimmerreifen sondern, sodass ein Uebergreifen von Kiemenspalten aus der einen Zone in die andere unmöglich wird. Neue Kiemenspalten entstehen nicht nur am ventralen Ende des Peribranchialraumes, sondern auch zwischen den alten.

Ein solches Stadium von vier Kiemenspaltenreihen, das ich am 23. Tage nach der Festsetzung im Aquarium auffand, habe ich in Fig. 71 abgebildet. In der dorsalen Medianlinie kommen an den Flimmerreifen die Rückenzapfen zur Ausbildung als cylindrische bewimperte Ausstülpungen, um welche der dorsale Abschnitt der Reifen sich halskrausenartig aufwirft.

Endlich hatte ich noch Gelegenheit ein 33 Tage altes Stadium zu beobachten, an welchem bereits acht Kiemenspaltenreihen zur Entwicklung gekommen waren. Die Aehnlichkeit mit jungen stockbildenden Thieren, welche durch Knospung hervorgebracht worden sind, war eine vollständige.

Literaturverzeichniss.

1. K. E. Baer: „Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere?“ Mém. de l'Acad. Imp. St. Petersb. T. XIX No. 8 1873.

2. Ed. Van Beneden: „Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies?“ Zool. Anzeiger No. 88 1881.

3. C. Claus: „Die Typenlehre und Haeckels sog. Gastraeatheorie.“ Wien 1874.

4. Derselbe: „Grundzüge der Zoologie.“ 4. Auflage.

5. Ch. Darwin: „Die Abstammung des Menschen.“ Bd. I (übersetzt von V. Carus).

6. Doenitz: „Ueber die sog. Chorda der Ascidienlarven u. die vermeintl. Verwandtschaft von Wirbellosen und Wirbelthieren.“ Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870 p. 761.

7. Dohrn: „Der Ursprung der Wirbelthiere u. d. Princip des Functionswechsels.“ Leipzig 1875.

8. H. Fol: „Ueber die Schleimdrüse u. d. Endostyl der Tunicaten.“ Morph. Jahrb. I. 1876.

9. Ganin: „Neue Thatsachen a. d. Entwicklung d. Ascidien.“ Zeitschr. f. w. Zool. XX. 1870.

10. Derselbe: „Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien.“ (Russisch). Nachrichten der Warschauer Universität 1870.

11. Gegenbaur: „Grundzüge der vergl. Anatomie.“

12. Derselbe: „Grundriss der vergl. Anatomie.“ 2. Aufl. 1878.

13. Giard: „Etude critique d. trav. d'Embryogén. relat. à la parenté d. Vertébr. et des Tuniciers.“ I. Etud. crit. Arch. d. Zool. exper. I. 1872 p. 233—288. — II. Etud. crit. ibid. p. 397—428.

14. Derselbe: „Recherches s. l. Ascid. compos. ou Synascidies“ ibid. p. 501—704.

15. C. Grobben: „Doliolum u. sein Generationswechsel." Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien T. IV.

16. Derselbe: „Zur Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris." Arb. a. d. zool. Inst. Wien T. II. 1879.

17. Haeckel: „Gastraeatheorie." Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1874—76.

18. Hancock: „On the anatomy of freshwater-Bryozoa." An. and Magaz. of Nat. Hist. 2. Ser. Vol. V. 1859.

19. Hatschek: „Studien über Entwicklung des Amphioxus." Arb. a. d. zool. Inst. Wien T. IV.

20. Derselbe: „Studien über Entwicklungsgesch. der Anneliden." Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. I. 1878.

21. Derselbe: „Embryonalentwicklung u. Knospung der Pedicellina echinata." Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX 1877.

22. O. Hertwig: „Untersuchungen über den Bau u. die Entwicklung des Cellulosemantels d. Tunicaten." Jen. Zeitschr. f. Naturw. T. VII p. 46. 1873.

23. R. Hertwig: „Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien" ibid. p. 74.

24. O. Hertwig: „Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere." Jen. Zeitschr. f. Naturw. T. XV u. XVI.

25. O. u. R. Hertwig: „Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes." Jen. Zeitschr. 1881.

26. Ch. Julin: „Etude sur l'hypophyse d. Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent." Bull. Acad. Sc. Belg. T. I No. 1 u. 6.

27. Derselbe: „Recherches sur l'organisation des Ascidies simples." Arch. d. Biol. Vol. II. 1881.

28. A. Korotneff: „Die Knospung der Anchinia." Zeitschr. f. wiss. Zool. T. XL. 1884. — Knospung der Anchinia. Zool. Anzeiger No. 148. 1883.

29. A. Kowalewsky: „Entw. d. einfachen Ascidien." Mém. d. l'Acad. St. Pétersb. VII. série T. X No. 15. 1866.

30. Derselbe: „Weitere Studien über die Entw. d. einf. Ascidien." Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII 1871.

31. Derselbe: „Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma." Arch. f. mikr. Anat. XI 1875.

32. Derselbe: „Entwicklungsgeschichte d. Amphioxus lanceolatus." Mém. d. l'Acad. St. Pétersb. VII. Serie T. XI 1867.

33. Derselbe: „Weitere Studien über die Entwicklungsgesch. d. Amphiox. lanc." Arch. f. mikr. Anat. XIII. 1877.

34. A Kowalewsky: „Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden.“ Mém. d. Ac. St. Pétersb. VII. Sér. T. XVI 1871.

35. Derselbe: „Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri.“ (trad. par A. Giard). Rev. d. Sc. natur. Sépt. 1874.

36. Derselbe: „Ueber die Knospung der Ascidien.“ Arch. f. mikr. Anat. X 1874.

37. Krohn: „Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden.“ Arch. f. Natg. 35. Jahrg. 1869.

38. Derselbe: „Ueber die früheste Bildung der Botryllusstöcke“ ibid. p. 326.

39. Derselbe: „Ueber die Entwicklung der Ascidien.“ Müllers Arch. f. Naturg. 1852.

40. Kupffer: „Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. V p. 459 u. bes. Arch. f. mikr. Anat. VI 1870.

41. Derselbe: „Zur Entwickl. d. einfachen Ascidien.“ Arch. f. mikr. Anat. VIII 1872.

42. Metschnikoff: „Vergleichend - embryologische Studien. 3) Ueber die Gastrula einiger Metazoen.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.

43. Derselbe: „Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien.“ Bull. de l'Acad. St. Pétersb. T. XIII 1869.

44. Derselbe: „Zur Entwicklg. d. einfachen Ascidien.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. XXII 1872.

45. H. Milne-Edwards: „Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche.“ Mém de l'Institut 1842 T. XVIII.

46. Owen: „On the anatomy of the Brachiopoda.“ Transact. of the Zool. Soc. of London I 1835. Ann. d. Sc. Nat. Zool. III 1835.

47. K. B. Reichert: „Zur Anatomie des Schwanzes der Ascidien-Larven.“ Abhdlg. d. königl. Acad. d. Wiss. Berlin 1875.

48. Salensky: „Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVII 1876.

49. Derselbe: „Ueber die Knospung der Salpen.“ Morph. Jahrb. III 1877.

50. Derselbe: „Die Entwicklung der Hoden und der Generationswechsel der Salpen.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX 1878.

51. Derselbe: „Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen.“ Zool. Anz. No. 97 u. 98. 1881. Mittheilg. Zool. Stat. Neapel 1882 u. 83.

52. Seeliger: „Eibildung und Knospung v. Clavelina lepadiformis.“ Sitzungsber. d. Kais. Kgl. Acad. d. Wiss. Wien Maiheft 1882.

53. Semper: „Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien." Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg Vol. II 1875.

54. Ussow: „Zoologisch-Embryologische Untersuchungen." Archiv f. Natg. 41. Jahrg. 1875.

55. Derselbe: „Beiträge zur Kenntniss der Tunicaten." Moskau 1876. Diese Arbeit ist leider russisch!

Tafelerklärung.

Buchstabenbezeichnung.

a Ektodermales Hautepithel, Matrix des Cellulosemantels.
b äussere } Wand des Peribranchialraumes.
c innere }
d Entodermrohr nach Abschnürung der Chorda.
bf Bauchfurche.
bl Blastoporus (Gastrulamund).
ch Chorda.
e Egestionsöffnung.
ec Ektoblast.
ed Enddarm.
en Entoblast.
es Endostyl.
f Follikel des Embryo.
fb Flimmerbogen.
fg Flimmergrube.
fr Flimmerreifen.
g Ganglion.
hp Haftpapillen.
hs Haftstolo.
hz Herz.
i Ingestionsöffnung.
k Kiemenspalte.
kd Kiemendarm.
lm Längsmuskel.
lz Lippenzapfen.
m Magen.
md Mitteldarm.
mz freie Mesodermzellen.
nr Nervènrohr.
o Otolith (Gehörorgan).
oc Auge.
oe Oesophagus.
p Peribranchialraum.
pc Perikardium.
pz Pigmentzellen im Endostyl.
rz Rückenzapfen.
rm Ringmuskel.
sb Sinnesblase.
sm Schwanzmuskel.
t äusserer Cellulosemantel.
tz Zellen des Mantels.
u Darmumspinnendes Drüsenorgan.
x Hypophysisdrüse.

Alle Figuren sind bei 175facher Vergrösserung (Zeiss D I) gezeichnet worden; wo ein anderes System benutzt wurde, ist dies ausdrücklich angegeben. Auf Taf. I bis IV ist überall der Follikel, der erst beim Freiwerden der Larve gesprengt wird, wenn diese den Kloakenraum des Mutterthieres verlässt, in den Abbildungen wegge-

blieben. Ebenso ist der äussere Cellulosemantel, der auf dem in Fig. 40 Taf. IV abgebildeten Stadium sich zu bilden beginnt, nicht eingezeichnet mit Ausnahme der Fig. 46, 49, 51 bis 53, 56, 64 und 73.

Tafel I.

Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objekte gezeichnet worden. Die einzelnen Zellen sind mit Buchstaben bezeichnet, um die Beschreibung des Furchungsprozesses leichter verständlich zu machen. Die Pfeile verbinden die Furchungskugeln gleicher Abstammung.

Fig. 1. Zweizelliges Furchungsstadium. Jede der beiden Zellen entspricht einer der bilateralen Körperhälften der späteren Larve.

Fig. 2 Vierzelliges Stadium. Die beiden kleineren Zellen bestimmen den vorderen Körperpol.

Fig. 3. Dasselbe von der linken Seite gesehen.

Fig. 4. Bildung des sechszelligen Stadiums. Die beiden kleineren Zellen sind in Theilung begriffen.

Fig. 5. Einleitung des achtzelligen Stadiums von der linken Seite gesehen. Die kleinere Zelle ist noch nicht vollkommen getheilt, die grössere beginnt sich einzuschnüren.

Fig. 6. Achtzelliges Stadium; die Theilung der grossen Zelle ist noch nicht ganz vollendet.

Fig. 7. Achtzelliges Stadium in derselben Weise orientirt wie die beiden vorhergehenden Figuren. Die linke Hälfte, die durch die grosse Zelle gekennzeichnet ist, wird später zur Bauchseite und bildet das Ektoderm; die rechte, mit griechischen Buchstaben bezeichnete, bildet das Entoderm und bestimmt die Lage des dorsal gelegenen Gastrulamundes.

Fig. 8. Dasselbe von der ventralen Seite aus gesehen.

Fig. 9. Dasselbe von der Rückenseite aus gezeichnet.

Fig. 10. Zehnzelliges Stadium von der linken Seite genau in der Weise orientirt wie die Fig. 5, 6, 7, 13.

Fig. 11. Dasselbe von der Rückenseite gesehen.

Fig. 12. Zwölfzelliges Stadium in der gleichen Weise orientirt wie die vorhergehende Abbildung.

Tafel II.

Sämmtliche Figuren sind nach dem lebenden Objekte gezeichnet worden. Die Pfeile verbinden die Furchungskugeln gleicher Abstammung.

Fig. 13. Sechzehnzelliges Stadium von der linken Seite gesehen. Die dorsalen Entodermzellen sind dunkler als die Ektodermzellen, die ganz hell erscheinen.

Fig. 14. Dasselbe Stadium vom Rücken gesehen, um die bilaterale Anordnung der Furchungskugeln zur Anschauung zu bringen.

Fig. 15. Dasselbe von der ventralen Seite betrachtet.

Fig. 16. Weiteres Entwicklungsstadium von 14 Entodermzellen vom Rücken aus gesehen. Die Ektodermzellen sind im ganzen Umkreis sichtbar geworden, während sie auf dem sechzehnzelligen Stadium (Fig. 14) nur am hinteren Körperende zu sehen waren. Die beiden hintersten Entodermzellen (*ch*) sind die Polzellen der Chorda.

Fig. 17. Ein weiter entwickeltes Gastrulastadium im optischen Querschnitt von vorn gesehen.

Fig. 18. Weiteres Gastrulastadium in derselben Weise orientirt.

Fig. 19. Dasselbe im optischen Querschnitte von der Seite gesehen.

Fig. 20. Höher entwickeltes Gastrulastadium, dorsal vom Blastoporus gesehen. Die herzförmige Linie (*bl*) giebt die Grenze an, bis zu welcher das Ektoderm dorsal bereits vorgewachsen ist. Darunter die beiden Keimblätter im optischen Durchschnitt.

Fig. 21. Weiter vorgeschrittenes Gastrulastadium im optischen Durchschnitt von vorn gesehen.

Fig. 22. Dasselbe seitlich, rechts betrachtet.

Fig. 23. Gastrula auf nahezu gleicher Entwicklungsstufe wie die in den beiden vorhergehenden Figuren dargestellte vom Rücken aus gesehen. Die beiden hintersten dorsalen Entodermzellen jederseits sind als Chordazellen erkennbar. *bl* bezeichnet den Kontur des Blastoporus; bl_1 und bl_2 zeigen zwei spätere Stadien des fortschreitenden Verschlusses an.

Fig. 24. Weiter entwickeltes Stadium in derselben Weise orientirt. Jederseits vier Chordazellen.

Tafel III.

Die Figuren sind, wo nicht anders angegeben, nach dem lebenden Objekte gezeichnet worden.

Fig. 25. Optischer Durchschnitt durch einen Embryo von nahezu gleicher Entwicklung wie der auf der folgenden Figur gezeichnete vom hinteren Körperende aus gesehen. Die scharfe Linie zeigt die ektodermale Einsenkung am hintersten Körperende an, die zum Nervenrohr wird und nach vorn zu in den Blastoporus übergeht.

Fig. 26. Junger Embryo von der rechten Seite gesehen im optischen Durchschnitt. Der Blastoporus ist nur noch eine kleine runde Oeffnung, das Entoderm also dorsal vor demselben bereits

geschlossen. Die mit einander verwachsenden dorsalen Entodermzellreihen sind die die Chorda bildenden Elemente (*ch*).

Fig. 27. Höher entwickelter Embryo von der rechten Seite gesehen. Die Chordazellen beginnen sich vom Darmrohr abzusetzen, hinter dem engen Blastoporus (*bl*) beginnt die Bildung des Nervenrohres (*nr*).

Fig. 28. Weiter entwickelter Embryo in derselben Weise orientirt wie das vorhergehende Stadium.

Fig. 29. Ein folgendes Stadium von der linken Seite gesehen.

Fig. 30. Embryo vom Rücken aus betrachtet. Das ganz oben verlaufende Nervenrohr, dessen Bildung im vorderen Körpertheil noch nicht zum Abschluss gelangt ist, ist durch einen breiten Schattenkontur (*nr*) angedeutet. Darunter liegt die in der Figur hell gehaltene, aus zwei Zellreihen bestehende Chorda, seitlich davon die Schwanzmuskeln (*sm*).

Fig. 31. Embryo von der rechten Seite gezeichnet. (Nach einem Nelkenölpräparat).

Fig. 32. Optischer Durchschnitt durch das hintere Körperende eines Embryo auf gleicher Entwicklungsstufe wie der in vorhergehender Figur wiedergegebene.

Fig. 33. Höher entwickelter Embryo. Die Chorda ist bereits ventralwärts gekrümmt, das Nervenrohr abnormaler Weise vorn bereits geschlossen (Nelkenölpräparat).

Fig. 34. Embryo mit stärker gekrümmtem Schwanze; das Nervenrohr ist vorn noch weit offen, die die Chorda überlagernden Schwanzmuskelzellen haben die Form von ein wenig langgestreckten Sechsecken.

Fig. 35. Etwas weiter entwickelter Embryo mit noch offenem Nervenrohr. Das Vorderende der Chorda ist nur konturirt; dagegen sind die darüber lagernden Schwanzmuskelzellen eingezeichnet.

Fig. 36. Optischer Schnitt durch einen Embryo von ungefähr gleicher Ausbildung.

Tafel IV.

Die Figuren sind, wo nicht anders angegeben, nach Präparaten bei 175 facher Vergr. (Zeiss D 1) gezeichnet worden.

Fig. 37. Ein junger Embryo von der linken Seite gesehen. Der Schwanz ist ventralwärts bereits so weit vorgewachsen, dass sein äusserstes Ende durch den Rumpf des Thieres gedeckt und daher nur im Umriss eingezeichnet worden ist. Die die Chorda überlagernde Schwanzmuskulatur ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben.

Fig. 38. Ein etwas älterer Embryo in derselben Weise orientirt wie die vorhergehende Figur. Die beiden entodermalen Zellreihen im Schwanze stehen mit dem Darmrohr des Rumpfes in keinem direkten Zusammenhange mehr. Zwischen Chorda und Darm sind die rundlichen freien Mesodermzellen (*mz*) sichtbar. Im vordersten Theil des Nervenrohres, der Sinnesblase, sind zwei Pigmentflecke erkennbar (*o* u. *oc*). Die Schwanzmuskulatur ist nicht eingezeichnet.

Fig. 39. Dasselbe Stadium im optischen Durchschnitt von der Bauchseite aus. Der Schwanz erscheint, wie aus der Lage des Nervenrohres und der Entodermzellen erkennbar ist, ein wenig um seine Axe gedreht.

Fig. 40. Ein älterer Embryo von der linken Seite gesehen. Der Darmtraktus scheidet sich durch eine tiefe Einschnürung in den Kiemendarm und einen verdauenden Theil.

Fig. 41. Dasselbe Stadium von rechts gesehen.

Fig. 42. Höher entwickelter Embryo von der rechten Seite gesehen. Der Endostyl beginnt sich zu bilden. Eine entodermale Ausstülpung am Ende des Kiemendarmes bildet Perikardium und Herz (Vergr. 145 Zeiss C II).

Fig. 43. Vier optische Querschnitte durch die Rückenregion von jüngeren Embryonen zur Demonstration der Nervenrohrbildung.

A Optischer Querschnitt durch die hinterste
B „ „ „ „ mittlere
C „ „ „ „ vordere
} Körperregion eines Embryo im Alter des in Fig. 30 abgebildeten Stadiums.

D „ „ „ „ mittlere Körperregion eines etwas älteren Embryo.

Fig. 44. Aelterer Embryo von links gesehen. Auftreten des Enddarmes, Bildung der Kiemenspalten. (Vergr. 145. Zeiss C II).

Fig. 45. Höher entwickelter Embryo von links gesehen (Zeiss C I. Vergr. 120).

Fig. 46. Ein Theil des Schwanzes nach dem lebenden Objekte bei 270facher Vergrösserung (Zeiss E I) gezeichnet. Auftreten der Vakuolen in der Chorda.

Fig. 47. Ein Embryo unmittelbar vor Sprengung seines Follikels von der rechten Seite aus gesehen. (Vergr. 120. Zeiss C I).

Tafel V.

Alle Figuren sind mit Ausnahme der ersten nach Präparaten gezeichnet. Die Abbildungen 53—55 beziehen sich auf freischwimmende Larven von Perophora Listeri, alle andern auf Clavelina lepadiformis.

Fig. 48. Freischwimmende Larve von rechts gesehen. Der äussere Cellulosemantel ist nicht eingezeichnet. Der Schwanz ist in der Abbildung weggelassen, dagegen in der folgenden Figur bei gleicher Vergrösserung wiedergegeben, so dass man durch Kombination dieser beiden Bilder leicht eine Vorstellung des ganzen Thieres gewinnen kann. Die mesodermalen Längsmuskelzüge treten in der Region des Kiemenkorbes auf, die Zahl der Kiemenspalten hat sich vermehrt. Im Leben erscheint der Darmtraktus gelblich braun gefärbt. Die Larve schwimmt nach Art der Kaulquappen. Das Herz pulsirt und die freien Mesodermzellen sind in Bewegung begriffen.

Fig. 49. Der Larvenschwanz seitlich gesehen, nach Präparaten gezeichnet. Durch senkrechte Striche ist die Abbildung in fünf Theile getheilt, um die übereinander liegenden Zellschichten klar zu legen.

Das Theilstück rechts (*A*) zeigt bei hoher Einstellung die Schwanzmuskulatur und den Verlauf der äusseren Fibrillen. Die Muskelzellen sind spindelförmig, ineinander gekeilt und besitzen einen grossen, in Karmin sich intensiv färbenden Kern.

Im Theilstück B. ist ein Schwanztheil bei tieferer Einstellung gezeichnet. Dorsal verlaufen die Muskelzellen, ventral die Entodermzellen, in der Mitte die Chorda. Die Vakuolenbildung hat die höchste Ausdehnung erreicht, die Zellsubstanz ist auf dünne Scheiben reduzirt, die zur Längsrichtung der Chorda senkrecht stehen und im optischen Querschnitt als halbmondförmige Gebilde erscheinen, deren Mitte der Kern einnimmt.

In *C* ist ein vorhergehendes Stadium der Chordaentwicklung gezeichnet.

In *D* sind die Vakuolen noch runde Gebilde, die noch nicht die ganze Breite des Chordastranges einnehmen und ihr Auftreten zwischen zwei Zellen erkennen lassen.

In *E* ist das erste Auftreten der Vakuolen zwischen je zwei Zellen gezeichnet. — Der hinterste Theil der Figur zeigt den flossenförmigen Anhang des Cellulosemantels des Schwanzes mit seiner charakteristischen Streifung.

Fig. 50. Die Schwanzmuskel bei starker Vergrösserung (Zeiss F. I). Die Abbildung ist durch einen Strich in zwei Theile getheilt, um den Verlauf der Fibrillen klar zu machen. Die rechte Hälfte

zeigt bei hoher Einstellung den Fibrillenverlauf an der äusseren Fläche der Muskelzellen, die linke bei tiefer Einstellung des Tubus die Fibrillen, die der Chorda anliegen.

Fig. 51 zeigt einen Schwanztheil von der Seite der entodermalen Zellen (*d*) aus gesehen bei 230facher Vergrösserung (Zeiss D. II). Der Cellulosemantel (*t*) erscheint in dieser Richtung sehr dünn. Die linke Hälfte der Figur zeigt bei hoher Einstellung die rechte und linke Muskelzellenreihe, die die Entodermzellen des Schwanzes begrenzen. Diese letzteren sind nicht eingezeichnet. Die rechte Hälfte der Figur zeigt bei tiefer Einstellung des Tubus die Chorda — auf einer Entwicklungsstufe zwischen den beiden in *B* und *C* auf Fig. 49 abgebildeten Stadien — von den beiden mittleren Muskelzellreihen begrenzt.

Fig. 52. Ein Querschnitt durch die mittlere Region des Larvenschwanzes bei 405facher Vergrösserung (Zeiss F. I). Durch das eigenthümliche Wachsthum des Cellulosemantels in dorsoventraler Richtung ist der Schwanz seitlich komprimirt und zu einem mächtigen Ruderorgan umgebildet, das durch die beiden lateralen Muskelzüge in Bewegung gesetzt wird. Das Ektoderm (*a*) ist zu einem Plattenepithel geworden und erscheint in der Abbildung in Folge der Behandlung mit Reagentien von den darunter liegenden Schichten beträchtlicher entfernt.

Fig. 53. Schwanzende der Larve von Perophora Listeri in derselben Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 49.

Fig. 54. Schwanzstück ventral gesehen bei 405facher Vergrösserung und hoher Einstellung. Darunter ist die Chorda bei tieferer Tubuseinstellung eingezeichnet. Zum Vergleich dient die Abbildung 51 von Clavelina.

Fig. 55. Optischer Längsschnitt durch einen Theil des Larvenschwanzes von Perophora. Die Zellsubstanz der ursprünglichen Chordazellen ist an die Wand gedrängt und umgibt dort die Kerne. Nur selten erscheint ein Nucleus mit wenigem Zellplasma in der Mitte des Axenstranges (Zeiss F. I Vergr. 405).

Tafel VI.

Alle Figuren sind nach Präparaten gezeichnet.

Fig. 56. Eine Larve unmittelbar nach der Festsetzung, die mit den Haftpapillen (*h p*) erfolgt. Der Larvenschwanz beginnt sich spiralig einzurollen und aus dem Cellulosemantel herauszuziehen (Vergr. 120 Zeiss C. I).

Fig. 57. Larve am Tage nach der Festheftung. Der Schwanz ist vollständig eingezogen. (Vergr. 120. Zeiss C. I).

Fig. 58. Querschnitt durch den Schlund dieser Larve. (Vergrösserung 405).

Fig. 59. Querschnitt durch die Herzregion einer freischwimmenden Larve. (Vergr. 270. Zeiss E. I).

Fig. 60. Querschnitt durch den hinteren Körpertheil einer Larve vom zweiten Tage nach der Festsetzung. (Vergr. 175).

Fig. 61. Querschnitt durch die Region der Flimmergrube einer freischwimmenden Larve. (Vergr. 405).

Fig. 62. Ein weiter hinten geführter Querschnitt derselben Schnittserie. (Vergr. 405).

Fig. 63. Querschnitt durch die Sinnesblase einer freischwimmenden Larve. (Vergr. 490. Zeiss. E. III).

Fig. 64. Querschnitt durch die Haftpapillen einer festgesetzten Larve. (Vergr. 405).

Fig. 65. Querschnitt durch den Kiemenkorb einer älteren festgesetzten Larve. (Vergr. 405).

Fig. 66. Zellen der Kiemenspalte aus einem Längsschnitt. (Vergl. 405).

Fig. 67. Längsschnitt durch die vordere Körperregion einer freischwimmenden Larve. (Vergr. 175.)

Fig. 68. Querschnitt durch die Region des Flimmerbogens einer älteren festgesetzten Larve. (Vergr. 270. Zeiss E. I).

Fig. 69. Flimmergrube und Ganglion einer festgesetzten Larve. (Vergr. 270).

Tafel VII.

Die drei ersten Figuren sind nach dem lebenden Objekte gezeichnet, die andern nach Präparaten.

Fig. 70. Larve vom fünften Tage nach der Festsetzung. Alle Gewebe sind glashell und vollkommen durchsichtig, nur der Darmtraktus durch gelblich-braune Färbung getrübt. (Vergr. 145. Zeiss C. II).

Fig. 71. Larve vom 23ten Tage nach der Festsetzung bei 38-facher Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 72. Ganglion und Flimmergrube einer festgesetzten Larve vom fünften Tage. (Vergr. 270).

Fig. 73. Querschnitt durch den Endostyl einer älteren festgesetzten Larve. (Vergr. 405).

Fig. 74. Querschnitt durch den Endostyl einer Larve vom 25sten Tage nach der Festsetzung. (Vergr. 270).

Fig. 75. Querschnitt durch den Endostyl einer jungen Kettenform von Salpa democratica-mucronata. (Vergr. 270).

Fig. 76. Querschnitt durch die vordere Körperregion einer eben festgesetzten Larve. (Vergr. 175).

Fig. 77. Ein folgender Querschnitt durch dasselbe Thier. (Vergr. 175).

Fig. 78. Ein Stück des Enddarmes mit der ihn umspinnenden Drüse. (Vergr. 120).

Tafel VIII.

Sämmtliche Figuren stellen Querschnitte dar, die nach der im Eingange erwähnten Methode angefertigt worden sind. Die Vergrösserung beträgt, wo nicht anders angegeben ist, 270 (Zeiss E. I).

Fig. 79. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil eines Embryo, der etwas älter ist als der in Fig. 35 abgebildete.

Fig. 80. Querschnitt durch den Vordertheil des in Fig. 39 abgebildeten Embryo. Der Schwanz ist mitgetroffen. Der Schnitt ist, um ihn mit Fig. 39 in Uebereinstimmung zu bringen, so orientirt, dass er von der vorderen Seite aus gesehen erscheint.

Fig. 81. Querschnitt durch den Vordertheil eines etwas älteren Embryo, als der in Fig. 31 abgebildete.

Fig. 82. Querschnitt durch die vordere Region eines Embryo von ungefähr der in Fig. 35 abgebildeten Ausbildung.

Fig. 83. Ein vorhergehender Schnitt durch dasselbe Thier.

Fig. 84. Querschnitt durch den Rückentheil eines etwas älteren Embryo als der in Fig. 28 abgebildete.

Fig. 85. Querschnitt durch den Vordertheil eines Embryo von ungefähr der in Fig. 35 abgebildeten Ausbildung.

Fig. 86. Querschnitt durch die hintere Körperregion eines Embryo von nahezu der in Fig. 31 gezeichneten Entwicklung. Der Schnitt ist nicht vollkommen senkrecht zur Chorda geführt, daher erscheinen mehrere Zellen auf dem Querschnitte getroffen.

Fig. 87. Querschnitt durch die Region des vordersten Chordaendes eines etwas jüngeren als in Fig. 33 abgebildeten Entwicklungsstadiums.

Fig. 88. Längsschnitt durch das Schwanzorgan eines in Fig. 34 abgebildeten Embryo.

Fig. 89. Querschnitt durch den Hinterleib eines etwas jüngeren Embryo als der in Fig. 29 abgebildete. Die ventralen Ento-

dermzellen erscheinen auf dem Querschnitte als mehrschichtige Lage, obwohl in Wirklichkeit unter der Chorda nur eine einfache entodermale Zellschicht verläuft. Diese Entodermzellen und die Chordazellen sind sehr hoch und verhältnissmässig schmal, stehen aber in ihren Längsrichtungen nicht zu einander parallel, so dass es mir nicht gelang, auf einem Querschnitt beide Zelllagen in ihrer ganzen Höhe zu treffen. Ich habe daher vorgezogen, die Abbildung zu geben, auf welcher die ventralen Entodermzellen nur in halber Höhe durchschnitten sind.

Fig. 90. Querschnitt durch die Region der Flimmergrube einer jungen festgesetzten Larve. Bildung des Ganglions. (Vergr. 405. Zeiss F. I).

Fig. 91. Schnitt durch einen Embryo im Alter des in Fig. 42 abgebildeten, parallel zum Endostyl geführt. Entstehung des Herzens. (Vergr. 230. Zeiss D. II).

Fig. 92. Ein folgender Schnitt derselben Serie. (Vergr. 230).

Fig. 93. Querschnitt durch die Sinnesblase eines ganz ausgebildeten Embryo (Fig. 47) zur Demonstration des Verhältnisses von Flimmergrube und Sinnesblase. (Vergr. 175. Zeiss D. I).

Fig. 94. Das Sinnesorgan — Auge — desselben Schnittes stärker vergrössert. (Vergr. 270).

Fig. 95. Querschnitt durch die vorderste Körperregion eines gleich alten Embryo. Die Einmündung der Flimmergrube in die Ingestionsöffnung ist auf dem Schnitte getroffen und die Flimmergrube fast in ihrer ganzen Länge durchschnitten. (Vergr. 175. Zeiss D. I).

Fig. 96. Schnitt durch einen jungen Embryo (ungefähr im Alter des in Fig. 42 abgebildeten) parallel zur Längsrichtung des Endostyls. Das Ektoderm hat sich auf der linken Seite, in der Region der Sinnesblase zum sog. Kloakalbläschen eingestülpt, das den Peribranchialraum bildet. (Vergr. 175).

Fig. 97. Schnitt durch einen älteren Embryo. Fortschritt in der Bildung des Peribranchialraumes. (Vergr. 175).

Fig. 98. Querschnitt durch einen ausgebildeten Embryo (ungefähr im Stadium, das in Fig. 45 abgebildet ist) zur Demonstration der Bildung der ersten Kiemenspalten. (Vergr. 175).

Palpus maxillaris Lepidopterorum.

Von

Dr. Alfred Walter,

Assistent am zoolog. Institut zu Jena.

Einleitung.

Bei dem hohen Interesse, das die Classe der Insecten von jeher, sowohl bei Zoologen von Fach, als auch namentlich bei zoologisch sich belustigenden Dilettanten gefunden, ist mit der Zeit die entomologische Literatur zu unübersehbarem Umfang angewachsen, ohne dass indess für weitere Arbeiten sich die Grenzen zu eng gezogen hätten. Trägt auch der bei weitem grösste Theil des auf diesem Gebiete geleisteten rein systematischen Character, so hat ein jeder Jahrgang auch Abhandlungen morphologischen und embryologischen Inhalts gebracht. Lieferte doch namentlich die Insectenembryologie einen Stoff, zu dem in einer noch nicht weit zurückliegenden Periode fast jeder Zoologe einen Beitrag zu liefern sich verpflichtet fühlte (siehe Dohrn: zoolog. Stationen). In der Morphologie wurden, seit Fabricius namentlich aber Savigny den Anstoss gegeben, die Mundtheile der Insecten der Gegenstand mannigfacher Betrachtungen. Die diesbezüglichen Arbeiten gestalteten sich bisher meist entweder zum Vergleich der Verhältnisse an den grösseren Insectenabtheilungen, im Werthe von Ordnungen, so z. B. Savignys diese alle umfassende Untersuchung, oder Gerstfelds Behandlung der Mundtheile saugender Insecten etc.; oder aber es wurde der feinere Bau des Mundapparates an einer oder einigen für eine Gruppe typischen Arten geprüft, so namentlich in letzter Zeit der Schnabel der Rhynchoten an einigen Wasserwanzen von Otto Geise, oder die Struktur des Schmetterlingsrüssels von Burgess an Danais Archippus etc.

Die trotz der auffallend grossen Uebereinstimmung in allen wesentlichen Theilen der Insectenorganisation überaus grosse Fülle geringfügiger, sich scheinbar an keinerlei Regel bindender Verschiedenheiten, die an jedem Insectenorgan sich bemerklich macht, scheint der Grund gewesen zu sein, wesshalb bislang noch nicht der Versuch gemacht wurde, eine Vergleichung einzelner Details an der characteristischen Mundbildung der Insecten innerhalb einer Ordnung consequent durchzuführen, d. h. diese an möglichst grossem Material, der erreichbar grössesten Zahl von Gattungen, Arten und Individuen vergleichend zu prüfen und die auch hierbei sich schliesslich doch ergebenden Analogien als verwerthbare Sätze festzustellen. Jedenfalls konnte ich in der Literatur noch für keinen Theil aus dem Mundapparate der Lepidopteren, die allein uns hier direkt interessiren, eine streng durchgehende Betrachtung finden, etwa derjenigen vergleichbar, die Speyer in Okens Isis 1838 und 1839 für die Fühler gegeben. Als einziger derartiger Versuch sind die Breitenbach'schen Arbeiten über die Saftbohrer des Schmetterlingsrüssels zu verzeichnen, die indess leider auch auf eine verhältnissmässig nur geringe Artenzahl sich beschränkt haben, jedenfalls noch weiter zu führen sind. Sonst finden wir höchstens für die grösseren Abtheilungen der Schmetterlinge und da auch nur die augenfälligsten Verschiedenheiten der Mundbildung ungefähr bestimmt und systematisch ausgenutzt.

Der Wunsch, eine Vergleichung im oben erwähnten Sinne zu versuchen, ward daher in mir rege, als im verflossenen Sommer beim Herstellen von Demonstrationspräparaten der Schmetterlingsmundtheile die Detailverschiedenheiten derselben mir entgegentraten, als ich dabei bemerken musste, dass es nicht gleich ist, welche Art man zum Darlegen aller Verhältnisse wählt. Leider war der Schluss des Sommers (Ende Augusts) herangerückt als der Entschluss sich festigte, und in den Herbstmonaten die Zeit mir zu beschränkt, um noch die Beschaffung eines Materials zu gestatten, das gleich für den Anfang dem Wunsche entsprochen hätte, namentlich Vertreter einiger, selbst grösster Hauptabtheilungen, Schwärmer und Spinner, waren kaum mehr zu erhalten. Dennoch glaube ich jetzt da der gesammte Vorrath zu Präparaten verwandt, bis zum Anbruch der nächsten Schmetterlingssaison aber noch Monate verstreichen müssen, einige daraus schon resultirende feste Punkte hinstellen zu dürfen.

Kann nun der Werth derselben auch nur ein geringer, in manchem vielleicht nicht einmal gesicherter sein, so schafft mir

ihre Veröffentlichung doch in einer Hinsicht hohe Genugthuung; darin nämlich, dass sie mich in den Stand setzt zum ersten Male meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Haeckel, an öffentlicher Stelle meinen tiefgefühltesten Dank zu sagen, nicht sowohl und allein für die Ermuthigung zu diesem Erstlingsversuch, als namentlich für das Wohlwollen, das er in Lehre und anderweitiger Unterstützung mir in meiner Studienzeit stets erwiesen, für den tiefen Einfluss, den er auf mein ganzes Sein geübt. —

Der erste Punkt, an dem bei Betrachtung verschiedener Rüssel meine Aufmerksamkeit haften blieb, war der Palpus maxillaris, ein beim grössten Theil der Schmetterlinge weit reducirtes Organ, das in ganzen grossen Abtheilungen entschieden physiologisch fast oder ganz bedeutungslos, trotzdem, oder vielleicht gerade desshalb aber morphologisch von hohem Interesse ist. Indem die in der ganzen grossen Insectenklasse in dieser Art einzig dastehende Umbildung des ersten Maxillenpaares zum allbekannten Saug-Rollrüssel stets die Aufmerksamkeit ganz auf sich zog, wurden die übrigen zurückgehenden Theile des Mundapparates und unter ihnen nicht zum wenigsten der Maxillartaster, als wiederum meist geringfügigstes jener, gar stiefmütterlich bedacht. Überblicken wir die vornehmlichsten Stellen der zool. Literatur, die ihm gewidmet sind, so stellt sich ihre Zahl, noch mehr die Correktheit der Angaben als äusserst gering heraus. — Zum ersten Male findet das Gebilde Erwähnung in „Chr. Fabricii“ „Systema entomologiae“ (Flensburg und Leipzig 1775) in folgender Diagnose des Genus Tinea p. 655: „Palpi quator inaequales antici porrecti cylindrici, postici breviores, Antennae setaceae.“ Nur diesem Geschlechte Tinea, zu welchem Fabricius indess Vertreter sämmtlicher jetzt gültiger Familien der Microlepidopteren, sowohl viele Pyralidinen sp. Crambiden und Galleriden, als auch Torticinen, echte Tineinen und Micropteryginen vereint hat, werden an jenem Orte 2 Palpenpaare zugeschrieben, allen übrigen Gross- und Kleinschmetterlingen bloss ein paar Lippentaster. Fabricius soll sich laut Savigny, Latreille anschliessen, den ich selbst nicht auf den Punkt hin zu prüfen vermochte, aus denselben Arten sein Genus Crambites constituirend. In Gegensatz zu jenen 2 Forschern tritt 1816 Savigny in seiner wohlbekannten „Theorie des Organes de la bouche des animaux invertebres et articules“, der reichsten Fundgrube für unsern Gegenstand.

Allen Lepidopteren werden nun 2 Tasterpaare zugesprochen. Die Zahl der in Savigny's Werk namhaft gemachten Genera

und Species scheint mir aber wohl für jene strikte Behauptung noch zu gering. Ich glaube dagegen sicher, dass die Reduktion des Rüsseltasters schon bei mancher Art bis zu vollkommenem Schwunde fortgeschritten ist. Durch alle Stufen der Rückbildung konnte ich ihn schon verfolgen, bis hinab zu einem Gebilde, dessen Bestimmung erst bei fast 300facher Vergrösserung gelingt. Bei Lycaena endlich habe ich bisher gar nichts als Maxillartaster deutbares entdecken können.

Unfraglich unrichtig sind aber Savignys anschliessende Angaben über die Gliederzahl des Tasters. Sie lauten: „Les palpes maxillares sont composés tantôt de deux tantôt de trois articles. Ils sont de deux articles très courts dans les Papillons les Hesperies, les Phalenes, les Noctuelles, les Pyrales, les Pterophores, un peu longs dans les Sesies et les Zygenes; de trois articles et très apparens dans les Botys, les Galleries, les Crambies, les Alucites etc." In Wahrheit nun ist das Gebilde bei den Tagfaltern (Papillons), den Hesperiden, dem bei weitem grössten Theil der Spanner (Phalenes) den Pterophoriden nur eingliederig, bei Crambus, Botys 4gliederig; bei andern Kleinfaltern, Micropteryx endlich steigt die Zahl bis auf 6, was im speciellen Theil der Untersuchung gezeigt werden soll. Für die meisten Noctuinen und für Zygaena stimmt Savignys Angabe mit meinen Befunden, ebenso was er über die Formverhältnisse der Glieder und die Beschuppung des Rüssels sagt. Gerstfeld wiederholt in seiner trefflichen Magisterdissertation über die Mundtheile der saugenden Insekten in Bezug auf den Maxillartaster der Lepidopteren genau Savigny, ohne wesentliches hinzuzufügen. Er wiederlegt dann noch gleich Newport Newmanns Behauptung, dass der Taster bei Sphinx fehle, wo er in der That gar nicht einmal schwer nachzuweisen ist. Newmann selbst konnte ich nicht einsehen. — In Burmeisters „Handbuch der Entomologie" Bd. I p. 67 heisst es über das Object unserer Betrachtung bloss: „da wo der obere Faden des Unterkiefers vom Stiel entspringt, sitzt an diesem ein kleiner 2gliedriger Taster." Etwas präciser ist das Verhalten p. 64 bei der allgemeinen Besprechung der Insektenpalpen ausgedrückt, wo dem Kiefertaster der Schmetterlinge, wohl nach Savigny 2, oder für seltene Fälle 3 Glieder zugestanden werden. Wichtiger ist dagegen hier der vorhergehende Satz, in welchem Burmeister für die Gliederzahl der Lippen- wie Kiefertaster überhaupt trotz ihrer vielfachen Abänderung, ein gewisses Zahlenverhältniss innerhalb der einzelnen Insektenordnungen gel-

tend machen will. Ist nun ein solches in der Lepidopterenordnung auch nicht vorhanden, so soll es für die kleineren Abtheilungen derselben nachgewiesen werden. — Ratzeburg nennt in seinen „Forstinsekten“ II. Bd. „die Falter“ zuerst den eingliederigen Taster, schreibt aber diese freilich sehr häufige, vielleicht wirklich überhaupt zahlreichste Form allen Lepidopteren zu, mit Ausnahme nur einiger Nachtfalter und zwar der Pyraliden, deren Taster als 3gliedrig deutlich angegeben wird. — Widersprechend Savignys, Gerstfelds und Burmeisters Ansicht von der allgemeinen Verbreitung des Rüsseltasters bei sämmtlichen Schmetterlingen spricht Claus in seinem Handbuch der Zoologie denselben der ganzen Subordo der Tagfalter schlechthin ab, obgleich derselbe dem allergrössten Theil derselben, jedenfalls allen von mir bisher untersuchten, mit Ausnahme von Lycaena zukommt, freilich bei der stets sehr geringen Grösse und der meist liegenden eng an die Rüsselbasis geschmiegten Stellung oft sehr schwer, erst bei Druck des Präparates unter dem Deckglase zur Anschauung gebracht werden kann.

Übrigens finden wir den Kiefertaster von Claus in vielen andern Gruppen namentlich bei den Gattungen der Kleinfalter unter den Gattungsmerkmalen berücksichtigt, dabei auch mehrfach Mehrgliedrigkeit angeführt; allein hier wie andererorten nur hie und da, ohne konsequente Durchführung.

Die notizenhaften Bemerkungen in anderen Handbüchern der Zoologie können füglich unberücksichtigt bleiben, sowie es unmöglich ist solche für Einzelfälle (Zeller etc.) aus der massenhaften systematischen Litteratur auszulesen.

Berücksichtigung verdient dagegen hier Speyers überaus lesenswerther Artikel: „Zur Genealogie der Schmetterlinge.“ Dort allein sehen wir dem Rüsseltaster werthvolle Bedeutsamkeit beigelegt, indem der Autor den mehrgliedrigen Taster der Zeller'schen Tineina plicipalpia, der Micropteryginen unter die an niedere Insekten speciell Neuroptern aus der Gruppe der Phryganiden anklingenden Merkmale aufnimmt. Indes wird des Organ's bei den übrigen zur Sprache kommenden Gattungen leider nicht Erwähnung gethan[1]).

---

[1]) Gleich nach Abschluss meiner Untersuchung erhielt ich durch die Güte Prof. Haeckel's eine bereits im Herbste durch vorläufige Mittheilung im zool. Anzeiger annoncirte Arbeit von Paul Kirbach: „Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge.“ Die Histologie des Mundapparates hauptsächlich behandelnd, hat der Autor

In den nachfolgenden Zeilen soll nun ein Vergleich des Maxillartasters der Schmetterlinge in möglichster Ausdehnung begonnen, das heisst an dem bis jetzt mir zu Gebote stehenden Material von Arten durchgeführt werden, um später vielleicht weitere Ausdehnung zu erhalten; und zwar soll dabei etwa folgender Weg eingeschlagen werden. — Zuvörderst will ich die bisher untersuchten Arten aufführen, bei jeder den Tasterbefund genau angebend, nebst etwa damit in Zusammenhang tretenden andern Bildungen der Mundtheile.

An die augenblickliche systematische Eintheilung binde ich mich dabei nur insoweit als ich die Gattungen und Arten in den Grenzen der allgemein gültigen Hauptgruppen in den Subordines der Kleinschmetterlinge, Spanner, Eulen, Spinner, Schwärmer und Tagfalter hinstelle, während die Reihenfolge aller, sowohl Gruppen als Arten, nach dem Reduktionsgrade des an ihnen zu betrachtenden Theiles sich richten soll.

An diesen Theil der Arbeit reihe ich in kurzer Fassung die aus dem Vergleich der direkten Untersuchung sich ergebenden Sätze, daran eine allgemeine Betrachtung, die in jenem ihre Begründung findet.

Leider konnte ich nicht dem Vorsatze nur lebend in Alkohol übertragene Exemplare zu untersuchen streng treu bleiben, sondern musste einige zwar wenige auch schon beim ersten Beginn unumgänglich nothwendige und aus erörterten Gründen frisch nicht

---

meinem speciellen Untersuchungsobjekte natürlich nur beiläufige Beachtung schenken können, dasselbe scheinbar vorwiegend nach den spärlichen Literaturangaben früherer Autoren berücksichtigt. Daher eben werden wiederum die Maxillarpalpen der Eulen und Tagfalter als gleichwerthig d. h. beide als winzig und zweigliedrig angegebene, die Maxillarpalpen mit schuppentragendem Rüssel versehener Kleinfalter, offenbar nach Savigny, als 3gliedrig beschrieben und endlich Angaben Berges über das Vorkommen von 5- oder 6gliedrigen Maxillartastern in Zweifel gezogen, ein Zweifel den ich indes bereits sicher zu beseitigen vermocht. Als irrthümlich muss ich endlich noch einen Satz der Arbeit bezeichnen, demzufolge bei unvollkommen ausgebildetem, sagen wir richtiger bei rückgebildetem Rüssel auch dessen Taster stets geschwunden sein soll. Zwar habe ich noch nicht viele rüssellose Formen untersucht, habe aber bei Spinnern mit kaum mehr nachweisbarem Rüsselrudiment stets auch seinen Taster und zwar stärker als bei vielen langrüsseligen Grossfaltern so den meisten Tagfaltern etc. gefunden. Bei rüssellosen Spannern so den flügellosen Weibchen einer Hibernia-Art hat er genau die gleiche Stärke, wie beim rüsselführenden Männchen oder verwandten Formen.

mehr zugängliche Arten als Sammlungsexemplare nach üblicher Erweichung über nassem Sande in Nutzniessung ziehen.

Zur Betrachtung des Tasters scheinen dieselben übrigens in vielen Fällen ziemlich ausreichend, wenigstens fanden sich bei Vergleich frischer und getrockneter derselben Art oft kaum wesentliche Unterschiede. Gliederzahl und Hauptform derselben müssen sich selbstredend beim vorwiegend chitinösen Gebilde erhalten und können Veränderungen sich bloss auf Schrumpfung, auf Faltung und Kerbung der Umrisse beziehen, die daher bei getrockneten keine Berücksichtigung finden. Dazu soll Angabe durch feine Schrift des Namens jeden Vorwurf fernhalten. — Die Klarlegung des Tasters geschah durch Präparation mittelst Präparirnadeln, nach vorherigem Auslösen der Augen.

Die gewonnenen Präparate wurden nach Durchtränkung mit Nelkenöl oder Creosot in Kanadabalsam eingeschlossen. Zum Studium diente mir mein Zeiss'sches Mikroskop und zwar dessen Linsensysteme A, D, und F beim Ocular 3. also. 75, 320 und 750fache Vergrösserungen.

Beim Bestimmen der Arten unterstützte mich wesentlich die durch Artenzahl und vorzügliche Exemplare hervorragende Sammlung des hiesigen Institutes, (stammend vom Hofrath Martini in Weimar).

Specielle Untersuchung des Palpus maxillaris an 101 Schmetterlingsarten.

Für die Maxillartaster aller Schmetterlinge mit funktionsfähigem Rüssel (die Detailverhältnisse und Besonderheiten rüsselloser zu schildern behalte ich mir bis auf weiteres noch vor) gilt nur etwa folgendes gemeinsame: Seit Savigny haben wir im spiralig gerollten oder fadenförmig vorhängenden Theil des Schmetterlingsmundes die Lade des ersten Maxillenpaares zu sehen. In ziemlich rechtem Winkel geht sie von Gerstfelds Maxillenkörper ab, den Cardo und Stipes zusammensetzen, ersterer als geringer Anhang des grösseren 2. Theiles, meist so vollkommen mit demselben verschmolzen, dass es schwer hält die Grenzlinie nachzuweisen, die bisweilen durch besondere dem Cardo angehörige Muskelbündel angegeben wird, oft ist die Unterscheidung absolut unmöglich.

Die kaum gesonderte Schuppe des Stipes nun trägt den Palpus maxillaris in wechselnder Entfernung von der Rüsselansatzstelle, bald dessen Basis eng angeschmiegt (Macroglossa) bald von ihr ziemlich weit abgerückt. Zu seiner Bewegung treten wie an alle Anhänge des Kopfes 2 Muskelbündel, die wie schon Burmeister angibt dem Stipes vollkommen eigen sind, diesen in schräger Richtung durchsetzen. Dicht an einander geschmiegt sind sie ungefähr in der Mitte ihres Verlaufes bauchig angeschwollen, nach den Enden hin verjüngt. Deutlich lassen sie sich an durchsichtigen Rüsseln (namentlich schön bei Xylophasia (Hadena) Lithoxylia, Leucania etc.) die Rüsseltrachee in spitzem Winkel kreuzend, bis in die untere innere Ecke des Stipes verfolgen, an dessen Wand sie dort, neben den in den Rollrüssel aufsteigenden Muskeln ihren Ursprung nehmen, von welchen sie indes gleich im spitzen Winkel sich abzweigen.

Einen an den Taster gehenden Nerv vermochte ich an Totalbildern nicht nachzuweisen, obgleich seine Existenz kaum zu bezweifeln ist und werden Schnitte gefärbter Präparate vielleicht darüber Auskunft geben. Nur bei sehr entwickeltem mehrgliedrigen Taster, sehr deutlich bei Tinea Pellionella ist ein durch das ganze hinziehender, feine Seitenzweige abgebender Tracheenstamm zu sehen, der seinen Ursprung im Stipes von der in den Rüssel aufsteigenden Trachee nimmt.

I. Legion der Lepidoptera: Microlepidoptera.

Die Microlepidoptera fasse ich hier als eine Legion zusammen, da die Zahl der untersuchten Arten dieser grossen Gruppe zu gering ist um eine Trennung in die einzelnen Subordines nöthig zu machen, obgleich diese gewiss den Subordines der Macrolepidopteren an Umfang und Begränzung gleichwerthig sind. —

1) Micropteryx Purpurella.

Da ich leider nicht im Stande war mir im Herbst Alkoholmaterial von irgend einer Art dieses interessanten Microlepidoptera-Genus zu beschaffen, musste ich um dasselbe nicht völlig bei Seite zu lassen schon zu trockenen Sammlungsexemplaren greifen, die ich nebst einigen anderen Schmetterlingen aus der bekannten Handlung von E. Heyne in Leipzig bezog. Die Untersuchung der erst völlig erweichten Exemplare ergab bedeutende Abweichungen

in der Mundbildung gegenüber allen übrigen von mir untersuchten Schmetterlingsarten.

Der sonst im allgemeinen mehr oder weniger rudimentäre Maxillartaster ist hier noch mächtig entwickelt, ja an Grösse der bedeutendste aller Mundtheile. Aus 6 Gliedern zusammengesetzt ist er seiner bedeutenden Länge wegen in 3 Kniebiegungen umgelegt. Sein Basalglied weicht leicht nach aussen, um dann das 2. und 3. nach innen ab, das 4. leicht nach aussen aufsteigen zu lassen, worauf das 5. und 6. nach vorne unten umbiegen und auf diese Weise endlich die Spitze des ganzen Tasters von oben her über den Rüssel weg nach vorne sieht, gerade entgegengesetzt dem auch hier wie bei den allermeisten Schmetterlingen 3gliedr. Labialtaster. Sehr möglich scheint mir Berges Angabe, der zu Folge das 5. und 6. Glied gegen die anderen gleich einer Messerklinge eingeschlagen werden könnten. Was die Länge anlangt so nimmt unter den 6 Gliedern des Maxillartasters das 4. die erste Stelle ein, an Stärke das nächst jenem auch längste Basalglied. Es folgen dann das 3., 2., 6., während das 5. gegen alle an Länge bedeutend zurückbleibt, eigentlich nur ein starkes Gelenkstück zwischen dem 4. und 6. bildet.

Das 2., 3., 4. und namentlich das 5. Glied tragen Schuppen und einige längere Haarborsten, während das Basalglied vollkommen nackt scheint und endlich das freie Endglied statt ihrer dicht mit kurzen starken Haarspitzen bedeckt ist. Dieses Glied weicht durch seine Bildung von dem entsprechenden des Tasters aller nachfolgenden Arten mit Ausnahme von Tinea, die durchaus mit Micropteryx übereinstimmt, darin ab, dass es in 2 zapfenartige Verlängerungen sich gabelnd direkt ausläuft. Jedes dieser von den Härchen des eigentlichen Gliedes frei, besitzt an seiner Spitze 3 kleine Spitzchen, die erst bei starker Vergrösserung sichtbar den feinen Anhängen zu gleichen scheinen, welche das Endglied des Maxillartasters bei Schmetterlingsraupen an seiner Spitze nur in grösserer Zahl trägt. —

Der Rüssel, dessen Anwesenheit bei den Micropteryginen schon Zeller constatirt hat, den Speyer aber an trocknen Exemplaren schwer nachweisbar angiebt, ist bei unserer Art, wenngleich auch verhältnissmässig klein, doch ziemlich leicht sichtbar, ist nur in der natürlichen Lage der Mundtheile von seinen grossen Tastern überragt und verdeckt. Seine ziemlich geringe Länge gestattet nur anderthalb Windungen der Spitzenhälfte. Abweichend vom Verhalten bei mit 4gliedr. Taster versehenen Microlepidopteren

ist bei Micropt. purpurella der Rüssel auch an seiner Basis nicht mit Schuppen bedeckt, jedenfalls sind an den trocknen Exemplaren keine vorhanden, dafür aber reichliche, der ganzen Oberfläche eigne kurze Härchen (ausser den Verschlusshaaren jedes Rüssels). Gegen die Spitze zu endlich finden sich ziemlich zahlreich Anhangspapillen, von denen ich am schlechten Material aber nicht entscheiden kann, ob sie den äusseren Breitenbach'schen Saftbohrern oder, wie es eher scheint, den Kirchbach'schen Tastpapillen der Innenseite, oder beiden zuzuzählen seien. Die wie stets am Kopfe hinaufgeschlagenen Labialpalpen divergiren, den Maxillentastern Raum gebend, ziemlich stark nach auswärts. Sie tragen reichlich lange Haar-Schuppen nebst wenigen echten Haaren und spärlichen Schuppen.

2) Tinea Pellionella.

In der Gattung Tinea finde ich das 5 gliedrige Stadium des Palpus vertreten. Bei T. Pellionella ist, von der Basis gezählt, das 4. Glied das bei weitem längste. Die 4 anderen sind an Länge untereinander nahezu gleich, das basale noch am kürzesten und die 3 ersten etwas stärker als das 4. und 5. In der Stellung, d. h. Biegungsweise scheint das Gebilde mit dem bei Micropteryx geschilderten Verhalten ziemlich genau übereinzustimmen. Auch sonst finde ich grosse Uebereinstimmung, so namentlich in der Gabelung an der Spitze, die bei T. Misella besonders auffallend ist. Der Taster ist stets dicht bedeckt mit kurzen breiten Schuppen, die mit einzelnen starken Borsten abwechseln, genau wie am Taster von Culex-Arten. Am Basalgliede, dem Schuppen fehlen, ist eine für dieses Glied bei den meisten Micros charakteristische Gruppe von 3—4 solchen Borsten vorhanden. —

Bei Tinea Granella, Spretella und Misella finde ich im Wesentlichen genau das gleiche Verhalten, unterlasse aber die Detailbeschreibung, weil jene Arten mir nur in schlechten, meist trocknen Exemplaren zugänglich waren.

3) Nemophora Swammerdammella.

Bei einem im Vergleich zu den 2 vorhergehenden Genera schon ziemlich langen und leidlich wohlentwickelten Rüssel behält hier der Maxillartaster, obgleich in seiner Gliederzahl um ein weiteres reducirt, noch bedeutende Mächtigkeit, übertrifft noch bedeutend die Labialpalpen und dürfte im ausgestreckten Zustande reichlich $\frac{2}{3}$ der Rüssellänge gleich kommen. Unter seinen 4 Glie-

dern ist das Endglied unverhältnissmässig lang, länger als die 3 weiteren zusammengenommen, wo durch sie eine 2malige Kniebiegung des ganzen Gebildes bedingt wird, während sonst der gewöhnlichen Form des 4gliedr. Palpus blos eine Biegung zukommt. Nächst dem Endglied ist das ihm angrenzende 3. das längste, während das basale und das 2. unter sich ziemlich gleich sind. Ausser dem basalen tragen sämmtliche Glieder reichen Besatz an Haarschuppen. Wie auch bei allen nachfolgenden Kleinfaltern mit 4gliedrigem Maxillartaster ist hier der Rüssel in seinem unteren Theil etwa $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ mit Schuppen bedeckt, wie es für die folgenden Genera Crambus und Botys etc. schon Savigny und Gerstfeldt angeben, nur ist irrthümlich, dass sie den durch beschuppten Rüssel ausgezeichneten Arten einen 3gliedrigen Taster zuschreiben. Beim wirklich 3gliedrigen kommt Beschuppung, so viel ich bisher gesehen, nicht vor.

4) Crambus Tristellus. Z.

Ausser dieser Art untersuchte ich noch 3 andere desselben Genus, die sich, weil arg verflogen, nicht sicher bestimmen liessen; die Artangabe ist hier indess durchaus gleichgültig, da auch in Betreff der Mundtheile resp. des Maxillartasters sich die vollste Uebereinstimmung zwischen den Arten der sehr gut charakterisirten Gattung bemerklich macht. Der ziemlich starke Maxillarpalpus ergiebt sich hier nicht, wie Savigny, Gerstfeld etc. angeben, als 3, sondern 4gliedriges Gebilde. In einer für alle noch nachfolgenden Formen des 4gliedrigen Maxillartasters überhaupt charakteristischen Biegung schlägt er sich nach oben und legt sich über die Rüsselbasis, wohl durch die starken Labialpalpen am Aufragen verhindert. Das 4. oder freie Endglied ist bei weitem das längste. Dann folgt als noch ziemlich ansehnliches das 3., während die zwei untersten unter sich ungefähr gleich, sehr kurz sind. Das Basalglied trägt höchstens einige Borsten, die folgenden und besonders die 2 obersten sehr reichliche lange Haarschuppen, die als langer Büschel vom Endgliede vorragen.

5) Hydrocampa Potamogata
(Nymphula. Potamogalis).

Der 4gliedr. wohl entwickelte Maxillartaster dieser Art ähnelt sehr dem einiger Botyden. Das vorletzte (3.) Glied derselben ist das längste, ohne indess sehr bedeutend gegen die übrigen, namentlich das 2. abzustechen. Das kurze, aber breiteste bauchige

Basalglied trägt an seiner gewölbten Innenseite eine Gruppe starker Haarborsten. Den übrigen Gliedern sitzen schmale Haarschuppen auf, die am Endglied am längsten, weit vorragen. Feine Schuppen bedecken das unterste Drittel des Rüssels.

6) Pionea Forficalis
(Botys Forf.).

Am 4gliedr. Rüsseltaster übertrifft das 2. Glied die übrigen bedeutend, am nächsten kommt ihm dann das Endglied. Alle Glieder bis aufs basale tragen starke lange Schuppen.

7) Eurycreon (Botys) Verticalis.

Bei dieser Art, die ich in grosser Individuenzahl untersuchen konnte, sind die vier Glieder des kräftigen Maxillartasters unter einander ziemlich gleich. Das basale und darauf folgende 2. um ein geringes den 2 oberen überlegen. Das Basalglied ist wie gewöhnlich an seiner Innenseite mit starken Borsten versehen, die 2 folgenden tragen in dichten Büscheln sehr lange Haarschuppen, das kegelförmige zugespitzte Endglied dagegen lange, aber auch breite Schuppen. Solche bedecken auch dicht den untersten Theil des Rüssels.

8) Eurycreon (Botys) Cinctalis.

Im Staudinger-Wocke'schen Lepidopteren-Catalog finde ich diesen Kleinschmetterling als Varietät der vorigen Art untergeordnet. Die Mundtheileuntersuchung ergiebt indess Verschiedenheiten, die hier wohl mit mehr Recht die Selbständigkeit der Art vertreten lassen, als die meisten sonst bei der Speciesunterscheidung innerhalb einer Schmetterlingsgattung üblichen, namentlich da sich bei Euryc. Verticalis die Constanz dieser Charaktere bis auf die allerfeinsten Details erstreckt und mir nie der geringste Beginn einer Variabilität oder Übergänge zu Cinctalis begegnete. Bei Letzterer stimmen die Einzelheiten der Mundtheilbildung weit mehr mit der folgenden Art, als mit der vorhergehenden. Den 4gliedr. Maxillartaster anlangend ist hier im Gegensatz zu Verticalis gerade das Basalglied im Längsdurchmesser das allergeringste, dagegen das bei jenem, kürzeste, vorletzte (3.) Glied, hier um ein sehr bedeutendes länger als alle übrigen, völlig wie bei Botys punicealis gestaltet und wie bei jener stark quer gerunzelt. Das nächst diesem längste Endglied ist weniger regelmässig kegelförmig, sondern zur Spitze mehr gewölbt als beim

vorigen. Das ganze Gebilde ist trotz der geringeren Grösse des Thieres mächtiger, dementsprechend die Borsten des Basalgliedes bedeutend stärker. Die 2 mittleren Glieder tragen statt der Haarschuppen bei Verticalis hier sehr breite kurze Schuppen, gerade wie bei B. Punicealis, auch sind dieselben, wie dort am langen 3. Gliede sehr sparsam, dagegen am 2. in dichtem Busche angebracht. In entsprechender Weise weicht die Beschuppung der Rüsselbasis von der bei Eur. Vertic. darin ab, dass sie hier durch kurze breite, dort durch sehr lange Schuppen gebildet ist, die bei Vert. auch über eine weit grössere Strecke reichen. Auch ausser den Abweichungen in der Bildung des Maxillarpalpus und der mit ihm in Correlation stehenden Rüsselschuppen finden sich noch Verschiedenheiten an den Mundtheilen. So ist die Form der den Verschluss beider Rüsselhälften vermittelnden Haken eine andere, bei Cinctalis viel schwächer. Die Glieder der Labialpalpen sind bei Cinctalis schmäler und weit weniger stark beschuppt. Ihre Haarschuppen kürzer und weniger regelmässig als bei Verticalis.

Nimmt man endlich noch dazu, dass auch die Form- und Grössenverhältnisse der Flügel in beiden Arten abweichen, so bleibt als Übereinstimmung kaum mehr als Fühlerform und Ähnlichkeit der Färbung und Zeichnung.

9) Botys (Pyrausta) Punicealis.

In allen Stücken stimmt der Tasterbefund dieser Art mit dem Verhalten der vorigen Art überein, nur sind die Schuppen, namentlich die längeren des Tasterendgliedes und die der Rüsselbasis hier dunkel gefärbt und sind alle Theile aber genau den Grössenunterschieden der beiderlei Thiere entsprechend bei dieser Art geringer.

10) Tortrix Corylana
(Phoxoptheryx Lundana).

An trocknen Exemplaren untersucht.

Der Maxillartaster ergab sich hier als 3gliedrig. Das Basalglied in allen Dimensionen als stärkstes; von seiner Innenfläche ragt eine Gruppe starker Borsten ab. An den 2 weiteren Gliedern finden sich bloss einige feine Häärchen. Schuppen fehlen dem ganzen Gebilde durchaus. Der Rüssel besitzt nicht mehr wie bei den Kleinfaltern mit 4gliedr. Taster an seinem Basaltheil Schuppenbekleidung, wie denn solche auch bei der nachfolgenden Art,

sowie bei mehreren, die ich untersucht, aber nicht zu bestimmen vermocht, und somit wohl wahrscheinlich überall fehlen, wo 3 Gliedrigkeit für den Maxillartaster gilt.

11) Carpocapsa Pomonella.

Am 3gliedr. Rüsseltaster ist das freie Endglied das bei weitem längste, dazu von sehr spitz auslaufender Kegelform mit kurzen Borstenspitzchen dicht bedeckt. Das kaum halb so lange Mittelglied trägt ausser den etwas längeren Börstchen noch an sèiner Aussenseite einige breite Schuppen, das Basalglied endlich, wie meist an der Innenseite, starke Borsten zu einer Gruppe vereint. Der Rüssel ist schuppenlos, seine Saftbohrer unverhältnissmässig stark und reichen von der Spitze abwärts noch bis über die Hälfte der Rüssellänge, was eine weitere Übereinstimmung zur vorigen Art giebt.

12) Adela Viridella.

Auch dieses ausgezeichnete Genus vermochte ich leider nur an trocknen Exemplaren einer Art zu untersuchen, wo dazu über die Regel starke Schrumpfung störte. Es scheint mir nach diesen der Maxillartaster nur 2gliedrig zu sein; das basale Glied ungemein lang und stark, mit einer Haargruppe ausgestattet, das Endglied bedeutend schwächer. Auffallend ist hier, dass, trotzdem nur 2gliedr. Taster, die Rüsselbasis mächtig beschuppt ist, freilich in durchaus anderer Weise, als bei den mit 4gliedr. Taster versehenen Crambus, Botys etc. Breite starke Schuppen liegen dem Rüssel an und zwischen diesen erheben sich in grosser Zahl feine Haarschuppen, deren jede dem ganzen Rüssel an Länge nahe kommt. Weit überragen sie diesen bei seiner Einrollung und geben schon bei Betrachtung des Thieres mit blossem Auge dem Vordertheil des Kopfes ein buschiges Aussehen[1]).

---

[1]) Nachträglich habe ich neuerdings durch E. Heyne in Leipzig mit anderen Micros, die mir aus genannter Handlung jetzt in grösserer Zahl lebend zugehen, auch ein lebendes Exemplar von Adela erhalten und alles am trocknen gefundene so bestätigen können, nur fand ich ausserdem das kleine Endglied des 2gliedr. Tasters mit einer Gruppe echter Schuppen besetzt, die ich am trocknen nicht gefunden, wo sie offenbar bei der Behandlung des Präparates verloren gegangen waren.

13) Hyponomeuta Evonymellus.

Am 2gliedr. Palpus maxillaris setzt sich das sehr starke, durchaus cylindrische Basalglied nur wenig vom Stipes ab. Einige lange Borsten seiner Innenseite überragen noch die Spitze des viel geringeren, namentlich schmäleren Endgliedes.

14) Hyponomeuta Mallinellus.

Zeigt im Verhalten der Mundtheile volle Übereinstimmung mit der vorigen Art. Die Abgliederung des Basalgliedes ist hier vielleicht noch weniger ausgeprägt, so dass dasselbe einer blossen Emergenz der Stipesschuppe ähnlich sieht. Als selbständiges Glied kennzeichnet es die wohl bei allen Kleinschmetterlingen dem Basalglied zukommende Borstengruppe an der Innenseite. Der Rüssel ist in beiden Arten durchaus unbeschuppt.

15) Aciptilia (Pterophorus) Pentadactyla.

Der Maxillartaster dieser wie der folgenden in die Gruppe der Pterophoriden, der Federgeistchen, gehörigen Art ist nicht, wie Savigny angiebt, zwei-, sondern bloss eingliedrig. Der dünn beginnende Stiel des keulenförmigen Gebildes gliedert sich entschieden nicht vom verdickten Ende ab, was deutlich durch die folgende Art bestätigt wird, sowie durch die der Verdickung ansitzende auf ein basales Glied deutende Borstengruppe.

16) Mimaesoptilus (Pterophorus) Pterodactylus.

Es wiederholt sich hier der Form nach der obere Theil vom Maxillartaster der vorigen Art und erhält sitzend ohne den dünnen Stiel jenes genau die Form einer Spitzkugel. 3 sehr starke lange Borsten zeichnen die dem Rüssel zugewandte Innenseite aus, während das übrige Gebilde mit kleinen Börstchen besetzt ist. Der Rüssel ist von sehr bedeutender Länge, länger als bei sämmtlichen bisher betrachteten Arten, vielmals gerollt.

17) Argyresthia Nitidella.

Der eingliedrige Maxillartaster dieser zierlichen kleinen Form hat ungefähr etwas rundliche Ei-Form. Das freie Ende stumpfer verbreitert, die Spitze dem Stipes eingelenkt. Das freie Ende trägt meist 1 Schuppe und einige Haare.

18) Hypena Rostralis.

Führe ich noch hier an, da sie von den meisten Entomologen und scheinbar mit Recht zu den Kleinfaltern gestellt wird, während sie sich freilich im Staudinger-Wocke'schen Catalog unter die Spanner eingereiht findet. Der Tasterbefund lässt freilich letzteres Verfahren gerechtfertigt erscheinen. Wie bei vielen Spannern ist der eingliedr. Maxillartaster von etwas unregelmässiger, der Ei-Form noch am meisten annähernder Gestalt, dazu etwas schräg gestellt, so dass die Spitze dem Rüssel zuneigt. Endlich finden sich mehrere echte Schuppen nebst etlichen Haaren von seinen Seiten und der Spitze entspringend. Der Rüssel ist sehr entwickelt, in vielwindiger Spirale aufgerollt.

II. Legion: Die Macrolepidoptera.

I. Subordo der Macrolepidoptera.

Noctuina (Eulen).

Nach Entwickelung, speciell der Gliederzahl, des Maxillartasters hat in dieser Subordo das Genus Acronycta einzuleiten.

19) Acronycta Rumicis.

Der gut entwickelte Maxillartaster setzt sich aus drei deutlich getrennten, gelenkig verbundenen Gliedern zusammen. Dem 3. oder freien Endglied sitzt endlich noch eine cylindrische Papille auf, die ich als letztes Rudiment eines 4. Gliedes auffasse und insofern für interessant halte, als sie an Imagines der Schmetterlinge direkt den Reduktionsvorgang des Rüsseltasters uns vor die Augen führt, was die nächsten Arten zeigen sollen. Von den 3 wirklichen Gliedern des Tasters ist das mittlere ungemein mächtig, bauchig aufgetrieben bis zu unregelmässiger Kugelform. Von seiner ganzen Oberfläche entspringen dicht gedrängt sehr lange Schuppen oder richtiger Haarschuppen, die weit das Endglied mit seinem Anhang überragen, dasselbe vollkommen zwischen sich einschliessen. Letzteres selbst ist abgestumpft-kegelförmig und trägt an der Spitze die erwähnte Papille, die sich ziemlich scharf von ihr absetzt.

20) Acronycta Psi.

An dem verhältnissmässig schwächeren Maxillartaster ist das Mittelglied weniger aufgetrieben und rund als bei der vorigen Art.

Das Endglied besitzt statt der stumpf-kegelförmigen eine mehr flaschenförmige Gestalt mit aufgeblasener Basis. Die bei der vorigen Art noch ziemlich deutlich von diesem abgesetzte Papille ist in der Reduktion soweit fortgeschritten, dass hier das Endglied des Tasters direkt in ein winziges Gebilde ausläuft, welches sich mit den Tastpapillen? oder der primitivsten Form der Breitenbach'schen Saftbohrer identificirt. Bei starker Vergrösserung lässt sich an ihm eine vorragende, aber nicht scharfe Spitze und ein breiterer niedrigerer Sockel wie bei jenen Gebilden unterscheiden. An seiner Basis besitzt die Tasterspitze eine runde Öffnung, die in eine ziemlich tiefe Grube oder Canal zu führen scheint. Ueber die Bedeutung derselben vermag ich mir nach dem einzigen Präparat dieser Art keine Vorstellung zu bilden. (Auf ihrem Boden scheint ein abgerundeter Zapfen sichtbar).

21) Xylophasia (Hadena) Lithoxylia.

Ich wähle hier den Gattungsnamen Xyloph., abweichend von Staudinger, der diese mit Hadena vereint hat, weil mir andere Arten der letzteren noch nicht zur Hand waren, und ich daher nicht zu entscheiden vermag, ob sich die Zusammengehörigkeit auch in der Bildung der Mundtheile ausspricht. Von unserer Art ist eine weitere Stufe der Tasterreduktion erreicht. Die Endpapille ist gänzlich verschwunden, ein kleiner Ausschnitt an dem freien Ende des letzten Gliedes scheint aber noch die Stelle anzudeuten, wo ursprünglich jenes Gebilde sich gefunden. Desgleichen spricht sich die Rückbildung darin aus, dass das 3. Tasterglied nicht mehr durch ein Gelenk vom mittleren abgegliedert erscheint, sondern bloss durch eine tiefgehende Ausbuchtung, die eine Art Hals oder Stiel des Endgliedes entstehen und dieses als direkten Fortsatz des Mittelgliedes erscheinen lässt. Letzteres ist bei Weitem das stärkste von regelmässig ovaler Form und Träger reichlicher langer Haarschuppen, die sich indess nicht einzig auf dieses beschränken, sondern auch dem falschen Endgliede aufsitzen. Eine weitere letzte Übergangsstufe vom 3 zum 2gliedr. Taster bietet:

22) Photedes (Apamea) Captiunculus.

Der Maxillartaster dieses Zwerges in dem Eulengeschlecht erweist sich ebenfalls als aus 3 Gliedern zusammengesetzt, deren letztes aber nur noch von geringer Mächtigkeit dem Mittelgliede als abgestumpft kegelförmiges Gebilde aufsitzt, sich aber kaum

deutlich von ihm abgrenzt. Das Mittelglied ist kuglig aufgetrieben, seitlich mit langen Schuppen besetzt, die das nackte 3. Glied überragen. In einen kurzen Stiel sich verdünnend, setzt es sich endlich an das kleine cylindrische und unbeschuppte Basalglied.

23) Neuronia Popularis.

Hier finde ich noch bei einem Exemplare, dem 2. Gliede des Maxillartasters eine Papille, ähnlich wie bei Acronycta Rumicis am 3., aufsitzen, während die übrigen untersuchten Exemplare die einfache, für die Hauptmasse der Eulen typische Form des 2 gliedr. Tasters zeigen. Das Endglied gleicht vollkommen dem Mittelstücke des 3 gliedrigen, ist hier speciell von rundlicher Form, das stumpfere Ende nach aussen gerichtet. Zahlreiche Haarschuppen überragen es als Büschel um das doppelte seiner Länge. Wie schon beim 3 gliedr. Taster der vorhergehenden Eulenarten biegt das 2. Glied winkelig vom schwachen Basalgliede ab. Jenes richtet sich von seiner Ursprungsstelle gegen die Rüsselbasis divergirend, während das 2. Glied sich dieser zuwendet, sich über dieselbe, oder an sie legt.

24) Neuronia Cespitis.

Der Maxillartaster stimmt ziemlich genau mit dem vorigen überein. Von seinen 2 Gliedern ist das basale ein wenig länger als bei der vorigen Art, die Biegung der Glieder gegen einander geringer und das Endglied hier an seinem freien Ende ganz leicht eingezogen.

25) Triphaena Pronuba.

Das Endglied des 2 gliedrigen Maxillartasters ist von unregelmässig eiförmiger Gestalt; das freie Ende verschmälert. Lange Haarschuppen ragen ringsum weit von ihm ab, während das schmälere Basalglied, wie bei sämmtlichen Eulen, vollkommen sowohl der Schuppen als Haare, Borsten etc. entbehrt. Tief keilt es sich in die Squama des Stipes ein.

26) Plusia Gamma.

Besitzt einen wohlentwickelten 2 gliedrigen Maxillartaster, dessen Basalglied stärker ist als am Taster der meisten Eulen; nur am Aussenrande gewölbt. Nur wenig übertrifft das Endglied jenes an Grösse. Seine Gestalt ist unregelmässig ei- bis birnförmig, am freien Rande ein wenig gekerbt. Lange Haarschuppen sitzen seiner ganzen Oberfläche an.

27) Plusia chrysitis.

Stimmt bezüglich des 2gliedrigen Maxillartasters genau mit der vorigen überein. Auch die übrigen Mundtheile, namentlich der Rüssel in seiner feineren Bildung, den Verschlusshaken, Saftbohrern etc. sind in beiden Arten absolut gleich.

28) Leucania Pallens.

Häufigkeit des Schmetterlings, wie Durchsichtigkeit der einzelnen Theile, die sich dazu besonders leicht auseinander legen lassen, machen diese Art zur Untersuchung der Mundtheile vorzüglich geeignet. Der typische 2gliedrige Eulentaster setzt sich zusammen aus wohlentwickeltem Basal und ihm mit dem verschmälerten Ende aufsitzendem kurz-birnförmigem Endgliede, welches reichliche lange Schuppen trägt.

29) Gortyna Ochracea.

Am 2gliedrigen Maxillartaster besitzt das bedeutend grössere Endglied die Form eines schief gestellten unregelmässigen Ovals, am freien Ende einen stumpfen Winkel ergebend. Lange Schuppen sitzen seiner ganzen Oberfläche auf. Das Basalglied ist, wie bei den meisten Eulen, weit geringer und cylindrisch.

30) Mamestra Trifolii (Chenopodii).

Das Endglied des 2gliedrigen Maxillartasters zeigt ziemlich regelmässig rundliche Form und reichlichen Besatz langer Schuppen. Das Basalglied cylindrisch und nackt.

31) Heliothis Dipsacea.

Der 2gliedrige Taster ergiebt ein kurzes cylindrisches Basalglied und ein starkes Endglied. Durch starke Einkerbung der leicht absteigenden Endlinie erhält letzteres unregelmässige Herzform. Es trägt eine ziemlich geringe Zahl langer Schuppen.

32) Xanthia Sulphurago.

Ist die einzige mir bisher begegnete Eule, an deren 2gliedr. Maxillartaster das Basalglied gegen das Endglied überwiegt. Wenig scharf setzt von ihm sich das ebenfalls starke Endglied ab, an seinem freien breiten Ende leicht eingezogen oder gelappt und mit langen Schuppen in nicht grosser Zahl besetzt.

33) Acontbia Luctuosa.

Das Basalglied des 2gliedrigen Tasters kommt hier an Mächtigkeit dem Endgliede ziemlich genau gleich. Letzteres, von fast runder Gestalt, trägt spärliche Haarschuppen.

34) Euclidia Glyphica.

Diese führt uns zu einigen Eulen mit nur noch eingliedrigem Maxillartaster. Hier besteht es aus einem Gebilde, das in seiner Form einige Ähnlichkeit mit dem mancher Tagfalter, Vanessa-Arten, besitzt, einen vollkommenen haar- oder schuppenlosen Cylinder repräsentirt, mit schiefer Endfläche.

35) Agrophila (Emilia) Sulphuralis.

Der eingliedrige Taster stellt ein rundliches Gebilde dar, das an seiner Basis sich zu einem ganz kurzen Stiel verdünnt. Reichlich sitzen ihm sehr breite kurze Schuppen auf, und trägt so das Gebilde im Gegensatz zu der Euclydia ganz den Character des Eulentasters. — Gesondert schliesse ich hier 2 unter den Eulen stehende, in der Bildung der Mundtheile jedoch vom Eulentypus sehr weit abweichende Arten an.

36) Scoliopteryx (Calpe) Libatrix.

Breitenbach's Abbildung von der Rüsselspitze unserer Art führt die Eigenthümlichkeit seiner Bildung vor Augen, dargestellt namentlich in den eigen gestalteten und gewaltig starken Anhängen, den Saftbohrern etc., die direkte Anklänge nach Br. nur bei einigen tropischen früchteanbohrenden Motten finden sollen. Der Maxillartaster ist entsprechend dem ungemein hochentwickelten Rollrüssel bloss eingliedrig und liegend der Rüsselbasis angeschmiegt. Beginnend mit stielartig verdünnter Basis, schwillt er bald stark an zú einem breiten Ende mit horizontaler Endfläche, von der einige lange schmale Schuppen ihren Ursprung nehmen.

37) Episema Glaucina
(Trimacula).

Ausgezeichnet als Vertreterin der Schmetterlinge mit ganz reducirtem Sauger auch aus der Subordo der Noctuinen. Das Rüsselrudiment besteht aus 2häutigen 3eckigen Lappen, deren spitzes Ende dichtgedrängt eine grosse Zahl von Saftbohrern primitiver Art bedecken. Am basalen Ende sitzen einige mächtige

Borsten und der Tracheenstamm erstreckt sich vielfach gewunden durch die Gebilde. Der eingliedrige Maxillartaster ist in der Squama ziemlich tief eingesenkt, an der Basis von ihr umwallt. Es ist ein annähernd cylindrisches, an der Basis etwas verdünntes Gebilde, das freie Ende durch starke Höckervorragungen uneben, mit einigen langen Haarborsten bestanden.

II. Subordo der Macrolepidoptera.

Bombyces (Spinner).

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, ist es mir im Herbst nicht möglich geworden, eine grössere Zahl von Repräsentanten dieser hochinteressanten Unterordnung der Lepidopteren zu beschaffen. Zu den wenigen Arten, die ich als Alkoholmaterial untersuchen konnte, nahm ich einige als getrocknete und erweichte hinzu. Immerhin genügten alle zusammen nicht, um mit voller Sicherheit über die rudimentären Organe der typischen Bombyces zu ganz sicheren Schlüssen zu führen. Vertreter der Psychiden führe ich gar nicht an, da zu ihrer Untersuchung trocknes Material sich ungenügend erwies und ich frisches noch nicht besass. Nach den wenigen Abbildungen in Hoffmann etc. scheinen sie rücksichtlich der Mundbildung aber sich entschieden den Bombyces anzuschliessen. Entschieden gilt solches für die Hepioliden, die ich gleich vorigen zuvörderst ausser Acht lassen will, da ihre Untersuchung sich ebenfalls einzig auf trockne Exemplare beschränkt hat. Bei der ungemein grossen Häufigkeit, mit der mehrere Vertreter der letzten Gattung im Mai und Juni in der hiesigen Gegend auftreten, finde ich dann sicher geeignete Gelegenheit, die Mundtheile dieses interessanten und im System immer streitigen Genus zum Gegenstand einer speciellen eingehenden Betrachtung zu machen. Von den wenigen Spinnerarten, die aber auch, weil nur in geringster Individuenzahl vorliegend, nur mit einigem Vorbehalt besprochen werden können, sollen voran einige Arten mit mehr oder weniger entwickeltem, jedenfalls noch deutlich nachweisbarem Sauger stehen, die durch 2 gliedr. Maxillartaster an die Noctuinen Anklänge bieten. An sie mögen sich einige der echten Bombycinen mit bis zum Schwund reducirtem Sauger anschliessen.

38) Spilosoma Menthastri.

Bei diesem ja schon im gesammten Habitus lebhaft an manche Eulen erinnernden Spinner prägt sich diese Ähnlichkeit auch im 2gliedrigen Maxillartaster aus. Ein kurzes Basalglied desselben trägt ein starkes Endglied, das in seiner Form am meisten mit dem einzigen Tastergliede von Episema übereinstimmt. Die freie Endfläche ist hier nur weit stärker gebuchtet und gezackt, besitzt namentlich eine mittlere sehr tiefe Einkerbung. Der dem Rüssel abgewandten Ecke sitzt ein grösserer Busch langer schmaler Schuppen an, während die ihm zugewandte oder anliegende bloss 2—3 kleinere solche Gebilde trägt. Der Rüssel ist, ob zwar kurz, so doch vollkommen entwickelt und aufgerollt.

39) Pterostoma Palpina.

Nur nach 2 trocknen Exemplaren. Der Maxillartaster ergab sich an ihnen als 2gliedrig. Das Basalglied sehr stark, aber nur wenig gegen die Stipesschuppe abgesetzt. Das Endglied, ähnlich wie bei der vorigen Art, von ungefähr cylindrischer Gestalt mit schief abfallender Endfläche, die dazu eine tiefe Einsenkung besitzt. Eine etwas grössere Zahl von Haarschuppen sitzen ihm auf, als beim vorigen. Am Rüssel fallen die sehr starken Saftbohrer auf, die in grosser Zahl sich gegen die Spitze zusammendrängen.

40) Phalaena Bucephala.

Diese ebenfalls nur trocken untersuchte Species ähnelt in Bezug auf die Tasterbildung wesentlich den 2 vorigen, namentlich mit Spilosoma stimmt dieselbe fast vollkommen überein. Das Endglied ist genau wie beim Taster jener Art beschaffen, das Basalglied noch etwas kleiner, kaum mehr als solches in Anspruch zu nehmen.

41) Notodonta Ciczae.

Der hier nur eingliedrige Maxillartaster besitzt Ei- bis Birnform und entbehrt jeglicher Haar- oder Schuppengebilde. Der kurze Rüssel trägt starke Saftbohrer mit mehreren Zahnkränzen (Breitenb. Arge galathea). Die Rüsseltrachee bildet einige starke Schlingen in ihrem Verlauf.

42) Porthesia Auriflua.

Besitzt einen eingliedrigen niedrigen Taster mit ziemlich reichlichem Schuppenbesatz.

43) Bombyx (Gastropacha) Medicaginis (Trifolii var.).

Bei vollkommenem Mangel eines wirklichen Saugrüssels finden wir hier die jenem entsprechenden Laden der ersten Maxillen, wenigstens ihre Basen weit auseinandergerückt zu beiden Seiten der Mundöffnung oder der Unterlippenspitze. Eine entschiedene Ähnlichkeit der sehr kleinen Lade, nebst ihrem Taster mit den entsprechenden bei allen Schmetterlingsraupen uns begegnenden Bildungen ist unverkennbar und jedenfalls grösser als mit einem Schmetterlings-Rollrüssel. Zu letzterem stimmen nur einige auch dieser Lade ansitzende typische Rüsselpapillen. Allein auch Anhänge solcher Art kommen der Maxillarlade der Raupen gleichfalls schon zu; freilich in einer bei Bombyx nicht gegebenen Gestalt. Bei allen Raupen scheinen sie identisch mit den bei vielen Tagfaltern vorkommenden Saftbohrern ohne Randleisten und Zähne Breitenbachs. Jedenfalls nehme ich keinen Anstand, auf Grund völliger Gleichartigkeit des Habitus diese Gebilde beim Schmetterling und der Raupe (wo sie bloss grösser und stärker chitinös sind) für das gleiche zu erklären [1]).

---

[1]) Durchaus irrthümlich scheint mir Grabers Deutung der Maxillaranhänge der Raupen. In seinen „Insekten" will jener Autor die angezogenen Gebilde als rudimentäre innere und äussere Kieferlade gedeutet wissen und in der That erscheint nach der von ihm gegebenen Abbildung solches nicht unrichtig. In Wahrheit aber setzt sich die Raupenmaxille derart zusammen, dass wir am Kopfe zuvörderst ein sehr starkes Angelglied, cardo, darauf einen ihm entsprechenden Stipes deutlich unterscheiden können, von welchem dann nach innen eine kurze starke Lade entspringt, nach aussen aber der kräftige vom Stipes ab noch 2 gliedrige Maxillartaster. Die freie Endfläche der Maxillarlade trägt die erwähnten saftbohrerförmigen Anhänge, stets 2 in dieser Form, zwischen ihnen ein eigenthümlich geformtes spitzes Chitingebilde und endlich etwa 3 mächtig starke Borsten. Der Tasterspitze dagegen sitzt eine kleine Gruppe ganz kleiner Chitinspitzchen auf, welche unzweifelhaft der Tastfunktion dienen, den von Leydig an der Spitze des Palpus einer Maikäferlarve abgebildeten Tastpapillen entsprechend.

Ausser einigen Papillen sitzen der Maxillarlade unseres Spinners noch einige starke Borsten an. Auch darin Uebereinstimmung mit der Raupenmaxille. Wie bei Raupen sind auch hier Lade und Taster der Maxille von fast gleicher Länge, nur ist es hier umgekehrt wie dort die Lade, die doch um ein geringes den Taster überragt. Nur undeutlich scheint letzterer sich in 2 Glieder zu trennen. Nahe dem freien Ende des Tasters finde ich (sehr deutlich an einem Präparate von einem ♀ dieser Art) eine Bildung, wie ich sie schon beim Taster von Acronycta Psi erwähnte. Eine hier z. B. weite, runde Oeffnung lässt einen tief eingesunkenen, am Ende rund gewölbten Cylinder erkennen. Zum Ergründen feinster Details genügen meine ungefärbten Präparate nicht und bleibt mir daher das Wesen dieses wohl irgend ein Sinnesorgan vorstellenden Gebildes zweifelhaft. Die Mundbildung des ♀ weicht hier in Bezug auf Papillen und Borstenzahl von dem des ♂ um ein geringes ab.

44) Gastropacha Quercifolia.

In der Form stimmt der Taster z. T. nahe mit dem von Medicag. überein, indem ein z. T. derbes Endglied sich unregelmässig kegelförmig zuspitzt und mit breiter Basis einem wulstigen Basalgliede aufsitzt. Abweichend ist bloss der Besatz des Endgliedes mit langen, den Rüsselstummel überragenden Haarschuppen.

45) Bombyx (Gastropacha) Quercus ♂.

Durch etwas grössere Länge ähnelt bei dieser Art die Maxillenlade etwas mehr den rudimentären Rüsseln. In grösserer Zahl finden daran sich die Papillen an der Spitze dicht zu einer Gruppe zusammengedrängt. Der mächtige Taster erinnert dagegen mehr noch als beim vorigen an den Raupentaster, namentlich durch kleine Chitinspitzchen an seinem freien Ende. Durch ein deutliches Gelenk setzt sich das Endglied von einem starken sockelartigen, breiten Basalgliede? ab.

46) Saturnia Pyri.

Saturnia, die stets unter die völlig rüssellosen Spinner gestellt wird, zeigt im Rudiment desselben indess direktere Annäherung an den typischen Saugrüssel als die echten Bombyces. Schon nähern sich die Maxillenladen hier gegen den Mund convergirend mit ihren freien Enden fast bis zur Berührung über der Mund-

öffnung, während ihre Basen freilich noch weit auseinander stehen. Die Lade erscheint als häutiger rundlicher Lappen, dessen Rand sich in mehrere Zipfel theilt, die, jeder mit einer starken Papille oder Borste endend, sich nach innen einschlagen. Der eingliedrige Maxillartaster ist hier durchaus dem entsprechenden Gebilde rüsseltragender Schmetterlinge gleich, erhebt sich nicht wie bei den Bombyx-Arten zu fast gleicher Mächtigkeit mit der Lade; sondern bleibt vielmehr an Grösse weit hinter jener zurück. Seine Gestalt ist ungefähr cylindrisch bis oval, das etwas breitere leicht gewölbte freie Ende mit einigen Borsten ausgestattet.

III. Subordo der Macrolepidoptera Zygaenidae.

Die Zygaenen führe ich erst hier auf, da sie zwischen Noctuinen und Bombyces keinen Platz finden, der hier eingehaltenen Reihenfolge nach, der Tastermächtigkeit entsprechend vor die ersteren nicht treten konnten, und ihre Stellung unter den Macrolepidopteren trotz nachfolgenden Anklängen an die Micros es schwer macht, ihnen alles berücksichtigend den rechten Platz anzuweisen.

47) Zygaena Philipendulae (?).

Die vielfach im System hin und her geschobene, bald den Tagfaltern, bald den Schwärmern, jetzt meist den Spinnern angereihte Gruppe der Zygaenidae schliesst sich in der Bildung des Maxillartasters, wie überhaupt der Mundtheile am meisten an Kleinschmetterlinge an. Wie bei den meisten Kleinschmetterlingen trägt des hier 2gliedrigen sehr starken Maxillartasters Basalglied an der Wölbung seiner Innenseite eine Gruppe (oder Reihe) starrer Borsten. Ausser diesen sitzen jenem Gliede oben noch einige wenige Haarschuppen an. Die Basis des Gliedes ist gedrungen, worauf dasselbe sich gegen das Endglied etwas verjüngt. Letzteres ist an Länge dem Basalglied ungefähr gleich, von lang ovaler Form und trägt bloss einige Haarschuppen. Sein etwas verschmälertes freies Ende ist ein wenig eingekerbt.

48) Zygaena Onobrychis (Carniolica).

Das Basalglied des auch hier 2gliedrigen Maxillartasters ist bei dieser Art rundlich angeschwollen gleich dem unteren Theil des gleichen Gebildes in der vorigen Art. Die Verschmälerung

des Gliedes zu einem Stiel des Endgliedes fehlt aber hier. Die Innenseite trägt in gleicher Weise eine Gruppe von Borsten mit ihren Spitzen der Rüsselbasis zugekehrt, die andere Seite einige nach oben sich richtende Haarschuppen.

In grösserer Zahl einen ziemlich starken Büschel bildend, sitzen dagegen solche dem Endgliede auf. Dieses erhält durch eine ziemlich tiefe Einkerbung eine gelappte, oder verzogene Herzform.

49) Zygaena Achillaea.

Für das Basalglied des 2gliedrigen Tasters gilt das gleiche wie bei den vorigen Arten. Eine Borstengruppe zeichnet seine gewölbte Innenseite aus. Die Aussenseite fällt senkrecht ab und ist nackt. Das freie Endglied ist in seinem basalen Theil bauchig aufgetrieben, um dann zu einer kurzen Spitze sich zu verjüngen. Von seinen Seiten gehen reichliche Haarschuppen ab; wie bei den andern Arten an der Spitze zusammenschlagend.

Vergleichen wir noch einige Punkte aus der Mundbildung der Zygaenen mit der der Kleinschmetterlinge, so stellt sich eine frappante Uebereinstimmung speciell zum Genus Adela heraus, die wahrscheinlich zu anderen Generibus, namentlich wo ähnliche Lebensweise vorliegt, noch grösser sein wird. Ich vergleiche aus der geringen untersuchten Gattungszahl dieses, nur um auf die Anklänge andere aufmerksam zu machen. Der Bau der Rüssel von Adela und Zygenae ist in allen Einzelnheiten völlig gleich, wenn wir von dem Schuppenbesatz seiner Basis bei Adela absehen, der in dieser Weise wohl überhaupt einzig dasteht. Der Haarverschluss der Rüsselhälften ist derselbe. Bei beiden bedecken den Rüssel ganz gleiche feinste Haarspitzchen. Beider Gattungen Rüsselhälften schliessen mit ziemlich breiter, leicht abgerundeter Spitze ab. Die Papillen und Borstenanhänge des Rüssels sind bei beiden unbedeutend, in gleich geringer Zahl, gleicher Anordnung und von gleicher Bildung.

Desgleichen zeigt sich Aehnlichkeit an den Lippentastern, deren Basalglied bei beiden Genera das längste ist (bei Zygenae freilich bedeutend die anderen übertrifft) und völlig übereinstimmend ist deren Bekleidung, bestehend in schmalen Schuppen, die von ungemein langen, feinen Haarschuppen oder Haaren weit überragt werden. Dazu herangezogen endlich die schon erwähnte Analogie des Maxillartasters, der bei beiden 2gliedrig ist und bei beiden an der Innenseite des wohlentwickelten Basalgliedes die den meisten Kleinfaltern eigenthümliche Borstengruppe trägt, so

ergiebt sich in der Mundbildung der Zygaenen ein Anklingen an die Kleinfalter, von den hier aufgeführten speciell an Adela, das wohl zu beachten sein dürfte (Die Form des Maxillartasters ist freilich recht verschieden, bei Adela das Basalglied wohl doppelt so stark als das Endglied, bei Zygaena demselben ziemlich gleich.

IV. Subordo der Macrolepidoptera: Geometrae.

50) Abraxas Adustata.

Unter den 20 bisher von mir untersuchten Spannerarten ist diese die einzige, deren Maxillartaster sich deutlich und sicher als 2gliedrig herausstellt.

Ein unbedeutendes, namentlich schmales cylindrisches Basalglied trägt ein bedeutend stärkeres Endglied von unregelmässiger, ungefähr eiförmiger Gestalt; das freie Ende verschmälert, an der Basis aufgetrieben. Schuppen und lange Borsten fehlen dem Taster ganz, nur ganz kurze Borstenspitzchen sind vorhanden.

An diese Art mit entschieden 2gliedrigem Taster schliesse ich einige an, bei denen mir, obgleich nur undeutlich, doch in der Einlenkestelle in der Squama sich noch ein winziges Gebilde als verkümmertes Basalglied abzugliedern scheint, daran die Formen mit gestieltem, aber sicher eingliedrigem Taster. Bei diesen namentlich, aber auch überhaupt unter den Spannern ergiebt sich entsprechend der ja für den grössten Theil geltenden Uebereinstimmung im Gesammthabitus auch eine weitgehende Gleichförmigkeit in der Mundbildung, die wohl das Einhalten einer bestimmten ab- oder aufsteigenden Reihenfolge gleichgültig und unmöglich macht.

51) Cidaria Bilineata.

Ein vollkommen ovales mit ganz feinen kurzen Börstchen bedecktes Tasterglied, sitzt auf kurzem schmalem Stielchen, das sich in der Tasterschuppe noch abzugliedern scheint, ohne indess ein deutlich selbständiges Glied repräsentiren zu können. Auch hierin findet die jetzt übliche Entfernung dieser Art von Ortolitha Bipunctaria und Mensuraria Berechtigung, mit denen sie früher im Genus Larentia dicht zusammenstand.

52) Cidaria Fluctuata.

Der Stieltheil des ziemlich starken, ovalen, etwas zugespitz-

ten, mit nur einzelnen ganz kurzen, aber starken Borstenspitzen versehenen Tastergliedes ist noch kürzer als bei der vorigen Art, seine Abgrenzung in der Tasterschuppe noch undeutlicher geworden.

53) Cidaria Alchemillata.

Die Form des Tastergliedes ist die gleiche wie bei der vorigen Art. Ein Stieltheil ist kaum mehr ausgebildet, wo aber das Tasterglied der Squama eingefügt ist, lässt sich seine Basis bildend ein abgegrenztes Plättchen unterscheiden, das wohl als Stieltheil, resp. der Rest eines Basalgliedes des Tasters sich in Anspruch nehmen lässt.

54) Cidaria Ferrugata.

Bei der vollkommensten Übereinstimmung des einzigen Tastergliedes mit dem der vorigen Arten ist hier eine Vermittelung zwischen ihm und der Schuppe kaum mehr wahrnehmbar, der Taster dem eingliedrig sitzenden der meisten Spanner ziemlich gleich.

55) Eupithecia Trisignaria.

Der eingliedrige ovale Taster zieht sich an der Seite der Basis in einen deutlichen Stiel aus, der vom Gliede aber nicht abgesetzt sich in die Schuppe einlenkt. Feine Härchen sind auf ihm zerstreut, und ähnelt das Gebilde sehr dem Taster der kleineren Cidarien, zu denen ja auch sonst diese Gattung direkteste Verwandtschaft zu besitzen scheint.

56) Cheimatobia Brumata ♂.

Einer sockelartigen Erhebung der Schuppe, durch leichte Einkerbung an der Basis begränzt, sitzt der eingliedrige Taster auf. Die freie Endfläche des sonst eiförmigen Gebildes ist gekerbt, trägt namentlich einen tiefen Einschnitt oder eine Grube von kurzen Börstchen umstanden.

Einige sehr breite Schuppen entspringen an den Seiten des Tasters über seinem Ende zusammenneigend.

57) Cabera Pusaria.

Der nur eingliedrige Maxillartaster sitzt einem hohen Sockel auf, der aber von der Schuppe durchaus nicht absetzt, nur eine Erhabenheit derselben darstellt. Das Tasterglied besitzt auf seiner ziemlich breiten Endfläche 2 Einkerbungen unweit der beiden Ecken,

die einen mittleren Theil isoliren. Von der dem Taster abgewandten Seite entspringen einige Schuppen mit ihren Spitzen dem Rüssel zustrebend.

58) Geometra Vernaria.

Auf ganz niederer der Stipesschuppe zugehöriger Erhebung lenkt sich der eingliedrige Taster ein.

Die fast horizontale Endfläche des sonst unregelmässig rundlichen Gebildes ist stark gezackt oder gezahnt. Schuppen oder Haargebilde fehlen ihm vollständig.

59) Fidonia Clathrata.

Auf sehr niederer Sockelerhebung der Schuppe ruht der eingliedrige Taster. Bei gänzlichem Mangel von Schuppen und Haaren zeigen sich bloss Faltungen auf seiner Oberfläche, während die freie Endfläche in zahlreiche niedere Höckerchen ausgeht.

60) Fidonia Atomaria.

Wie bei der vorigen sitzt einem ganz niedrigen Sockel der eingliedrige Maxillartaster auf. Statt der zackigen Unebenheiten auf der Endfläche des Tasters von Clathr. finden wir hier an derselben eine starke mittlere Einkerbung, die dem Gebilde eine ungefähre Herzform verleiht. Einige feine Börstchen sitzen an der Spitze.

61) Timandra Amataria.

Der eingliedrige Maxillartaster besitzt regelmässige rundliche etwas zusammengedrückte Gestalt und sitzt der Schuppe durch eine ganz niedere Gelenkverschmälerung auf. Sein freies Ende richtet sich gegen den Rüssel, noch mehr einige Schuppen die ihren Ursprung an der dem Rüssel abgewandten Seite des Tasters nehmen.

62) Larentia Lignata.
(Cidaria Lign.)

Für diese Art wähle ich Heinemann folgend, den Genusnamen Larentia, weil sie in der Bildung des Maxillartasters von den typischen Cidarien abweicht, mit denen das neue System sie vereint hat. Vollkommen ist der bei den Cidarien noch stets entdeckbare Rest eines basalen Tastergliedes hier geschwunden. Der

eingliedrige Taster sitzt ungestielt mit breiter Basis der Stipesschuppe an. Jede Spur von Borstenbildung oder Schuppen fehlt ihm; nur einige Falten sind auf seiner Oberfläche sichtbar.

63) Ypsipetes (Cidaria) Dilutata.

Auch diese im Staudinger-Wocke'schen Catalog, von Röseler etc. unter das Genus Cidaria gestellte Art weicht in der Tasterbildung von den oben aufgeführten Cidarien ab. Wie bei der vorigen Art ist auch dieser Maxillartaster eingliedrig durchaus sitzend, d. h. direkt ohne Stiel an der Squama angebracht. Vermehrt wird die Verschiedenheit durch reichen Besatz langer Schuppen, die den 4 Cidaria-Arten ganz oder bis auf 1 oder 2 kleine Schüppchen fehlen. Die Form ist etwa eiförmig, das zugespitzte oder richtiger schmale 2spitzige freie Ende dem Rüssel zugeneigt. Erwähnenswerth ist eine höchst auffällige Abnormität der Tasterbildung, die ich an einem Exemplare dieses Spanners gefunden. Das sonst höchst unbedeutende Gebilde hat hier eine ziemlich bedeutende Grösse erlangt, indem sich das freie Ende in eine lange dünne Spitze ausgezogen hat. Die langen seitlich am Taster entspringenden Schuppen, die jenen in der Regel um mehr als seine Länge überragen, erreichen nicht völlig die Spitze des Fortsatzes. Auffällig wird dieser noch durch mehrere seitliche Stacheln und endlich eine kleine spitze Papille an seinem freien Ende.

64) Lygris Prunata.

Der Maxillartaster dieses, erinnert am meisten an den der Larentia (Cidaria) Lignata. Nur durch eine starke Gelenkverschmälerung, keinen Stiel, verbindet sich das einzige Glied mit der Schuppe. Wie bei erwähnter Art ist die Form eine annähernd cylindrische. Abweichend von ihr sind aber einige, 2—3, Schuppen an der vom Rüssel abgewandten Seite vorhanden, auch scheinen einige kleine Borstenspitzchen die Endfläche uneben zu machen.

65) Hibernia sp. ♂.

Der eingliedrige tonnenförmige Maxillartaster sitzt direkt der Stipesschuppe auf. Die vollkommen glatte Oberfläche entbehrt jeden Besatzes an Schuppen oder Borstenbildungen.

66) Hibernia sp. ♀.

Es ist dieses Genus das einzige mit weitgehendem Geschlechts-

dimorphismus, das ich bisher frisch zu untersuchen Gelegenheit hatte.

Das völlig flügellose Geschöpf mit rudimentärem Sauger ergab indess in Bezug auf den Taster vollkommene Übereinstimmung mit dem fliegenden schönen Männchen. (Der gleichen Art gehört es wohl nicht an.). Jede Hälfte des Rüsselrudiments erscheint in Form eines etwa rechtwinkligen Dreiecks, dessen Basis die Rüsselrinne bildet, dessen nach aussen gerichtete Spitze etwas abgerundet ist. Beide häutigen dicht mit feinen Börstchen bedeckten Lappen legen sich aber dicht aneinander.

Die Innenseite ist als Rüsselrinne ausgehöhlt und mit den für diese so charakteristischen regelmässig parallel geordneten Chitinleisten ausgestattet, auch der Rand der Rinne mit den zusammenhaltenden Klammerhaaren versehen. Die Aussenseite dagegen entbehrt noch völlig der Chitinleisten und Platten. Ihre zahlreichen liegenden Haare scheinen mir aber das Material anzugeben, aus dem jene sich beim normalen Rüssel entwickeln. An der Spitze finden wir auch einige, zwar nur kleine, Rüsselpapillen. Der Schuppe des Stipes nun sitzt direkt der eingliedrige Maxillartaster auf, hier als einer anderen Art wie das vorher angeführte ♂, etwas stärker denn bei jenem und an seinem freien Ende ein wenig mehr verschmälert. Auch sitzen ihm einige Schuppen auf.

67) Ortholitha Cervinata.

Ein eingliedriger Maxillartaster lenkt sich sitzend direkt der Schuppe ein. Seine Cylinderform wird unregelmässig durch eine schiefe unebene Endfläche. Feine kurze Börstchen besetzen das Gebilde, dessen Form der vieler Tagfalter sich zu nähern beginnt.

68) Ortholitha Mensuraria
(Limitata).

Stimmt in der Gestalt des Maxillartasters vollkommen mit der vorhergehenden Art überein, nur scheint die Endfläche noch stärker uneben durch zahnartige Höckerung.

69) Ortholitha Bipunctaria.

Der ebenfalls dem entsprechenden Gebilde beider ebengenannten Arten im wesentlichen gleiche Taster ist hier um ein geringes länger und schlanker. Die Endfläche ist scheinbar etwas grubenartig eingesunken. Sonst weichen in der Mundbildung auch noch

die Labialpalpen ein wenig ab, durch stärkere buschige Beschuppung und ein verhältnissmässig kürzeres Endglied.

70) Anaitis Plagiata.

Der eingliedrige sitzende Maxillartaster besitzt eine länglich ovale Form, die Basis ein wenig breiter als das freie Ende. Dicht bedecken ihn feine Häärchen und an der Spitze sitzen einige schmale Schuppen.

71) Minoa Euphorbiata.

In der länglichen sich zuspitzenden Form ähnelt der eingliedrige Taster dem des vorigen, die dem Rüssel zugewandte Seite ist in der Mitte ein wenig ausgebaucht. Auch ihn bekleiden feine Börstchen, die an der Spitze stärker werden und zu einer Gruppe sich zusammendrängen. Unweit derselben zeigt sich an der Innenseite des sehr stark chitinösen und dadurch dunkelbraunen Gebildes eine Verdünnung der Wand in einer kleinen runden Grube. Diese auch bei einigen anderen Spannern und auch Schmetterlingen anderer Gruppen am Maxillartaster auftretende Erscheinung wird wahrscheinlich in die Kategorie der zweifelhaften Insektensinnesorgane zu stellen sein. Die äusserst geringe Grösse (der Taster selbst ist ja bloss ein geringer Bruchtheil eines Millimeters) verhindert indes eine genauere Untersuchung.

72) Scoria Dealbata.

Diese bloss an trocknen Exemplaren untersuchte Art stelle ich hier an den Schluss der Geometrae weil ihr eingliedriger Taster in der Form am meisten dem mancher Tagfalter (namentlich Vanessa) ähnelt. Stumpf-keulenförmig entspringt der Taster mit etwas verschmälerter Basis um gleich zur vollen Stärke anzuschwellen 2—3 schmale Schuppen finden sich an der Aussenseite des Gebildes.

V. Subordo der Macrolepidoptera.

Sphinges Schwärmer.

Von Schwärmern standen mir bei der bisherigen Untersuchung nur einige wenige Alkoholexemplare zu Gebote, da ja aus dieser in Europa ohnehin formenärmsten Abtheilung der Herbst nur einzelne bringt und diese nur schwer erlangbar sind. Indes gehören die 6 nachfolgenden Arten, den 5 der wichtigsten Genera an und

glaube ich in Folge der weitgehenden Einförmigkeit sämmtlicher Sphingiden aus dieser geringen Zahl mit fast mehr Sicherheit auf das Verhalten sämmtlicher schliessen zu dürfen, als in den 3 übrigen Subordines, aus deren jeder ich (mit Ausnahme der Bombyces) durchschnittlich 20 Arten vorläufig aufführe. Während ich in allen diesbezüglichen Angaben den Sphinges einen 2gliedrigen Maxillartaster zugeschrieben finde, ein solcher auch mehrfach, bei Savigny, Burmeister (Handbuch der Entomologie), in Huxleys Anatomie der wirbellosen Thiere und in Graber's Insekten, abgebildet ist, muss ich denselben wenigstens nach Untersuchung von 6 Arten entschieden für ein bloss eingliedriges Gebilde erklären.

73) Acherontia Atropos.

Der eingliedrige Maxillartaster des Todtenkopfes ähnelt unter den noch folgenden bisher von mir untersuchten Schwärmern am meisten dem der Macroglossa stellatarum. Er stellt ein schmales langes Gebilde dar, das tief in eine Kerbe des Stipes eingefügt ist. Sein freies Ende ist verbreitet, an seiner äusseren Ecke etwas ausgezogen, so dass das Gebilde sich etwa mit einem Schaftstiefel entfernt vergleichen liesse. Vollkommen jeden Anhanges entbehrend, schmiegt er sich eng an den kurzen, ungemeinen derben Rüssel.

74) Sphinx Ligustri.

Am Maxillarpalpus dieses häufigen und typischen Schwärmers haben wir nicht wie es die Abbildung im Huxley zeigt ein langes stielartiges Basalglied von einem kleinen ovalen Endglied zu unterscheiden, sondern der Stiel ist bloss eine basale Verschmälerung des einen einzigen Tastergliedes, ohne die geringste Andeutung einer Abgliederung. Mit solcher entspringt jenes vom Maxillarkörper dicht an der Rüsselbasis um bald in stumpfem Winkel sich vom Rüssel abzuwenden und gleichzeitig stark anzuschwellen. Die ganze Oberfläche des verdickten freien Endtheiles ist dicht mit ungemein feinen langen Haarschuppen besetzt, die einen unregelmässig starken Busch um ihn bilden.

75) Deilephila Galii.

Wie sich die Gattung Deilephila in Länge und Bildung des Rüssels etc. zwischen die Genera Sphinx und Smerinthus stellt, und dadurch überhaupt ins Centrum der gesammten Subordo, so lässt auch der Palpus maxillaris eine vollkommene Mittelstufe zwi-

schen den in den übrigen Gattungen typischen Formen deutlich erkennen. In der sich nach aussen biegenden Stellung des Gebildes kommt dasselbe dem von Sphinx Ligustri nahe, doch ist die Biegung weit weniger stark, erscheint nicht als ein Abstreben des Gebildes vom Rüssel, sondern es legt sich vielmehr in die leichte Einschnürung der Rüsselbasis an der Aussenseite und erhält dadurch die Krümmung. Auch die Form ähnelt der von Ligustri, nähert sich aber zugleich durch weit geringere Verschmälerung des stielartigen Basaltheiles der mehr gleichmässigen Form bei Acherontia und Macroglossa. Indem der Stiel nicht tief in den Stipes eindringt, ergiebt sich endlich eine Insertionsweise des Gebildes wie sie sich bei Smerinthus findet. Längere Anhänge, Schuppen und Haare, fehlen.

76) Smerinthus Populi ♂.

Bei diesem Vertreter der kurzrüsseligen Schwärmer finden wir den eingliedrigen Maxillartaster abweichend von dem das Sp. Ligustri mit unbedeutend verschmälerter Basis dem Maxillenkörper eingefügt und zwar derart, dass 2 starke Wulstfalten der Schuppe ihn wallartig umgeben. Nur wenig schwillt das niedere stark chitinöse Gebilde an seinem freien Ende an. Blos 2—3 Haarschuppen trägt seine seitliche Oberfläche.

77) Smerinthus Ocellatus.

Schliesst sich den Palpus maxillaris anlangend aufs engste Sm. populi an. Als niederes ziemlich breites Gebilde zwischen wallartige Chitinwülste mit breiter Basis eingesenkt, trägt er nur 1 oder 2 schmale Schuppen nebst einigen Borstenhaaren. Nur ist seine Oberfläche etwas uneben, und scheinen nach 2 untersuchten Exemplaren von Populi bei diesem eigentliche Haare als Anhänge nicht vorzukommen.

78) Macroglossa Stellatarum.

In Gestalt einer langgestielten Keule dringt der eingliedrige Maxillarpalpus tief in den Maxillenkörper ein, wie bei beiden vorigen dicht neben dem Rüsselansatz, sich eng an dessen Basis schmiegend. In Folge der flachen Form erscheint das Gebilde bei seitlicher Lage gefaltet rinnenförmig, das verdickte Ende des Tasters ist wie bei Ligustri mit einem Busch sehr feiner weicher Haarschuppen ausgestattet, der indess weniger mächtig ist als bei jener Art.

VI. Subordo der Macrolepidoptera.

Hesperidae.

Diese kleine Gruppe führe ich hier von den Tagfaltern gesondert in direktem Anschluss an die Schwärmer auf, weil sie ja auch im Habitus und manchen Lebenserscheinungen den Sphingiden, im Bau der Mundtheile speciell des Rüsselpalpus mit denselben weit mehr als mit den echten Rhopalocera übereinstimmen.

79) Hesperia Comma.

Wie bei Sphinx Ligustri und Macroglossa geht der keulenförmige Maxillartaster mit langem dünnem Stiel tief in den Maxillarkörper hinein, ohne sich gelenkig oder nur durch die geringste Einkerbung vom verdickten freien Theil selbständig abzusetzen. Der Stiel ist vielmehr wie bei den Schwärmern der ausgezogene Basaltheil des einzigen Tastergliedes. Auch die dicht über dem Austritt des Stieles anschwellende Keule ist stark in die Länge gezogen. Statt des Besatzes mit Haarschuppen (bei den Schwärmern) finden sich hier aber bloss feine Häärchen. Dazu ist das Gebilde bei Hesperia ungemein zart abweichend gegen die stark chitinöse Beschaffenheit und dadurch bedingte dunkle Hornfarbe desselben bei den Schwärmern, ein Unterschied der jedenfalls gegen die Ähnlichkeit der Gestalt zurücksteht.

80) Hesperia Actaeon

zeigt ein ganz ähnliches Verhalten, nur ist die Form der Keule spitz-eiförmig und der Stieltheil kürzer.

VII. Subordo der Macrolepidoptera.

Rhopalocera (Tagfalter).

Die Tagfalter führen uns die letzte Stufe in der Reduktion des Schmetterlings-Maxillartasters vor. Nicht allein in der wohl absoluten Constanz der Eingliedrigkeit drückt dieselbe sich aus, sondern auch in der äusserst geringen bis zu völligem Schwund hinabsteigenden Grösse, Verlustes vorragender, aufwärtsstrebender Stellung, statt deren es sich bei fast allen liegend an den Maxillarkörper schmiegt, sowie endlich in häufigem vollkommenen Mangel jeglicher Anhänge. Dass Savigny und Gerstfeld sämmtlichen

Rhopolocera (Papilions Sav.) noch einen 2gliedrigen Rüsseltaster zugedacht, scheint mir aus 2 Punkten seiner Beschaffenheit sich zu erklären.

Einmal ist in sehr vielen Fällen die Oberfläche unseres Gebildes nur zum Theil stark chitinös und dadurch hornbraun, sich scharf vom übrigen Theil oder einigen grösseren Flecken absetzend, die weichhäutig und hell erscheinen. Die Grenze der Verhornung kann leicht als Abgrenzung eines gesonderten Gliedtheiles angesehen worden sein. Die häufige grosse Unregelmässigkeit der Grenzen und das ebenso häufige Auftreten der Bildung in mehreren gesonderten Flecken macht indes solche Deutung unmöglich. Als zweites kann die Ansicht der allgemeinen 2 Gliedrigkeit des Rüsseltasters unserer Tagfalter durch Formen wie Gomopteryx, Pieris etc. bedingt sein, deren Taster durch tiefen Einschnitt der Endfläche bis fast auf den Grund gespalten und so 2lappig, nicht aber 2gliedrig geworden ist.

81) Argynnis Paphia.

Argynnis lasse ich die Reihe der Rhopalocera eröffnen, weil der Maxillartaster, wenigstens dieser Species, nicht allein an Grösse den aller nachfolgenden Arten übertrifft, sondern auch an ihm die eben angeführte Chitinbildung in einer Weise auftritt, die wirklich Zweifel an der Eingliedrigkeit des Tasters erregt. Das ganze Gebilde ist lang und ungemein schmal, an der Spitze ein wenig löffelförmig verbreitert.

Über dreiviertel des oberen Theiles ist von starkhornig chitinöser Beschaffenheit, gelbbraun gefärbt und setzt sich dadurch scharf vom Basaltheil ab, der sich etwas verbreitert, zart und farblos erscheint. Dass die beiden Theile dennoch ein ungetrenntes Ganze bilden geht aus gänzlichem Mangel der geringsten gelenkigen Einkerbung der Seiten, also der continuirlich in einer Linie fortlaufenden Begränzung hervor. Auch scheint mir dafür das Vorhandensein einer Tastpapille am basalen hellen Theil zu sprechen, eine Anhangsform, die wenn überhaupt am Taster, so stets nur am Endgliede vorkommt.

82) Gomopteryx Rhamni.

Der für einen Tagfalter noch verhältnissmässig starke Maxillartaster erscheint in seitlicher Ansicht als einfaches Gebilde, stellt sich indes bei Druck als in senkrechter Richtung in 2 Lappen getheilt heraus. Die Trennung scheint bis fast zur Basis herabzu-

reichen. Die Gestalt des Lappens ist eine ovale bis tonnenförmige, die Oberfläche vornehmlich einer Hälfte uneben und mit mehreren starken Borsten besetzt.

83) Pieris Brassicae.

Die Bildung des Maxillartasters stimmt fast völlig mit der des Gomopteryx überein. Wie dort trägt einer der 2 Lappen des eingliedrigen Gebildes eine Gruppe starker Borsten auf seiner Oberfläche, die beim borstenlosen Theile eben erscheint. Die gemeinsame Basis ist etwas verbreitert oder angeschwollen.

84) Pieris Rapae und Napi.

Weisen bezügl. des Maxillartasters genau die gleichen Verhältnisse auf wie die Brassicae. Die Trennung ist vielleicht etwas weniger stark. —

85) Colias Hyale.

Colias schliesst sich auch in der Mundbildung eng an die typischen Pieriden. Sowohl der Rüssel, speciell seine Anhänge, als auch besonders der Maxillartaster beider Gattungen lassen die grösste Ähnlichkeit erkennen. Fast vollkommen decken sich seitlich die beiden Hälften des hier fast bis zur Basis in seiner Längsaxe gespaltenen Tasters, da sie vollkommener als bei Pieris sich gleichen. Wie dort trägt bloss die eine Hälfte mehrere Borsten, während die andere hier völlig anhangslos, dort eine Borste besitzt. Die Flächenansicht der beiden Lappen ist ungefähr oblong und die der Rüsselbasis eng angelagerte Ecke abgerundet. Die Basis des ganzen ein wenig gedrungen.

86) Colias Edusa.

Bei dieser Species scheint die Theilung des Tasters weniger vollkommen, der borstenlose Theil kleiner als der andere, mehr nur eine starke seitliche Protuberanz desselben zu sein. Die grössere borstentragende Hälfte ist in Form, Stellung sowohl des ganzen Gebildes als seiner Borsten dem der Hyale durchaus gleich. —

87) Satyrus Semele.

Besitzt mit allen noch folgenden Arten einen eingliedrigen Maxillartaster, der keine Spur der in den vorigen 3 Genera obwaltenden Längsspaltung aufzuweisen hat. Bei hier eiförmiger

Gestalt (das freie Ende stumpfer gerundet) ist der Taster dicht mit langen schmalen Schuppen bestanden.

88) Satyrus Briseis.

Nur ganz unbedeutend weicht die Gestalt des Tasters von der der Semele darin ab, dass durch eine ebene Endfläche die ovale in eine breit-keilförmige verwandelt ist. Die aufsitzenden Schuppen sind kürzer und breiter als dort.

89) Erebia Medea.

Ergiebt sich auch durch die Mundbildung als echte Satyride, klingt unter diesen am meisten ans Genus Satyrus an. Annähernd cylindrisch geformt, trägt der eingliedrige ungetheilte Maxillartaster auf leicht gewölbter Endfläche eine kleine Gruppe ziemlich kurzer Schuppen. Wie schon bei Satyrus wird die stark chitinöse dunkle Oberfläche des Gebildes an der Basis zart und farblos, bildet aber hier eine starkausgezackte ganz unregelmässige Grenzlinie.

90) Epinephele Eudora.
(Lycaon.)

Zeigt bis auf etwas schmälere Basis die vollkommenste Übereinstimmung in der Tasterform mit Satyrus Briseis. Es fehlen aber durchaus Schuppen oder Borsten auf der uneben höckrigen Endfläche.

91) Epinephele Janira.

Der Taster dieser Art ist etwas schlanker, die Basis mehr verschmälert als an dem der vorigen, das Gebilde dadurch einer kurzgestielten Keule ähnlicher. Von der Seite (im Profil) gesehen erscheint die dem Rüssel zugewandte Innenseite convex, die äussere concav. Schuppen oder Borstenanhänge fehlen durchaus.

92) Coenonympha Pamphilus.

Entsprechend den habituellen Verwandtschaftsbeziehungen zum Genus Epinephele ergeben sich auch die grössten Ähnlichkeiten in beider Mundbildung. Der Maxillartaster dieses kleinsten unserer Satyriden gleicht bis auf die entsprechend geringere Grösse vollkommen dem des Epin. Eudora.

93) Pararge Megaera.

Der Maxillartaster dieser Art weicht von allen vorhergehenden durch seine Stellung ab, indem er sich vom Rüssel abwendet, sich nach unten umbiegt. Dadurch ist die zum Rüssel schauende Seite ziemlich stark convex, die abgewandte Seite concav geworden. Beide laufen zu einem ziemlich spitzen Ende zusammen. Schuppen oder Borsten fehlen. Die chitinöse Wandverdickung ist auf einzelne Flecke der Oberfläche beschränkt, die im übrigen dünnhäutiger ist. —

94) Vanessa Polychlorus.

Der Maxillartaster documentirt sich als ein schmal-cylindrisches Gebilde, dessen Innenseite gegen das freie Ende sich leicht zurundet. Die Aussenseite ist mit einigen niedrigen aber starken Chitinstacheln versehen, und gegen das Ende des Tasters sitzen demselben starke Schuppen namentlich an der Aussenseite an, um sich mit ihren Spitzen dem Rüssel zuzuneigen.

95) Vanessa Urticae.

Der Maxillartaster weicht von dem der nahe verwandten vorigen Art bloss durch leichte Auftreibung in der Mitte ab, die ihm mehr tonnenförmiges Aussehen verleiht, wie durch den Mangel der Schuppen. Ein stark chitinöser niederer Basaltheil scheint eine Erhabenheit der Schuppe zu sein.

96) Vanessa C — Album.

Der ebenfalls nackte Taster ähnelt besonders dem der beiden voranstehenden Species, lenkt sich mit kurzer basaler Verdünnung am Rüsselkörper ein.

97) Vanessa Jo.

Wiederholt im Rüsselpalpus die für die übrigen Species der Gattung geltenden Verhältnisse. Ohne Verschmälerung sitzt der schuppenlose Taster einer stark chitinösen leichten Erhabenheit der Schuppe auf. An ihm zeigt sich in besonderer Deutlichkeit die schon bei vielen Schmetterlingen, namentlich Bombyces erwähnte Bildung; eine kreisrunde Grube oft auch 2—3 solcher unweit des freien Endes meist an der äusseren Seite des Palpus gelegen, in der sich eine rundgewölbte Papille bis nahe an das Niveau der Öffnung erhebt.

98) Vanessa Cardui.

Auch hier ist bloss in mehr kegelförmig zugespitzter Form des Palpus eine artliche Verschiedenheit auch an diesem Theile ausgesprochen, der sonst mit dem gleichen Gebilde der vorigen zusammenfällt.

99) Papilio Podalirius.

Der Rüsseltaster dieses Gliedes aus der allgemein als hoch entwickelt anerkannten Schmetterlingsgattung der Papilioniden ist ein, namentlich verhältnissmässig, äusserst winziges Gebilde. Von warzenförmiger Gestalt, neigt er sich der Rüsselbasis zu und trägt auf seiner Endfläche eine Gruppe ziemlich kurzer aber starker Borsten. Mit breiter Basis ruht das einzige niedere Glied auf dem Stipes.

100) Thecla Betulae

repräsentirt den niedersten Grad bisher von mir gefundener Tasterreduktion. Bei 75facher Vergrösserung erscheint der Palpus als nur punktgrosse Erhabenheit. Erst bei 320facher lässt sich sein Wesen bestimmen. Liegend lehnt das winzige Gebilde, kaum über die Oberfläche der Schuppe vorragend an dieselbe und ähnelt mehr nur einer starken Tastpapille, indem in der Mitte seiner Endfläche sich eine rundliche Vorwölbung findet. In ihm sehe ich die bei Acronycta und Neuronia Popularis gegebene Angabe bestätigt, dass die Anhangspapille am Palpus jener Eulen als Rest eines weiteren Tastergliedes sich betrachten lässt.

101) Lycaena spec. variae.

Wie bereits auf den einleitenden Seiten betont wurde, habe ich bei der Untersuchung einiger 20 Lycaena-Exemplare (L. Icarus etc.) keine Spur eines Maxillartasters nachzuweisen vermocht. Die Möglichkeit eines Verlustes des Gebildes bei der Präparation scheint wenig wahrscheinlich, da sich auch durchaus nicht eine Einlenkestelle eines solchen wahrnehmen lässt, die sonst stets beim Auslösen des Tasters leicht kenntlich ist.

Zusammenfassung des direkt aus vorliegender Untersuchung resultirenden.

Der Maxillartaster der Lepidopteren findet sich von den niedersten Formen der Mikrolepidoptera bis zu den Rhopalocera in absteigendem Entwicklungsgrade oder zunehmender Reduktion, ergiebt sich als höchstens 6gliedrig, bei Micropteryx, (überhaupt die höchste Zahl, die er im Insektenreich erlangt; auf der andern Seite bis zu völligem Schwund. Wenn Graber seine Betrachtung des Schmetterlingsmundes mit der Frage schliesst: „Werden wohl die ausser Dienst gesetzten feiernden Glieder des Faltermundes jemals ganz verschwinden?" So scheint im Maxillarpalpus die Antwort bejahend gegeben.

Unterscheiden lässt er sich also einmal nach der verschiedenen Gliederzahl: als eingliedrig, oder mehr d. h. 6—2gliedrig.

Eine durch alle Schmetterlingsabtheilungen vorwaltende und daher für die ganze Ordnung characteristische Gliederzahl im Sinne Burmeisters ist nicht vorhanden.

Nach der Stellung ferner lässt sich der Palpus trennen in: einen drei-, zwei- oder einfach geknieten (natürlich nur der mehrgliedrige), aufrechten oder liegenden, dem Rüssel zustrebenden oder von ihm abgewandten Taster.

Nach seinen Anhängen als: mit Schuppen, Haaren, Borsten oder niederen Borstenspitzchen, resp. mit Combinationen solcher Gebilde besetzten.

Der eingliedrige endlich, als der meist variabele, nach seiner Formbildung als gestielten oder sitzenden, und zwar kann hier der Stiel einmal eine basale Verlängerung des Tastergliedes, oder eine Erhabenheit der Stipesschuppe sein.

Als einfach oder 2lappig, d. h. senkrecht getheilten. Letzteren bildet innerhalb der 2gliedrigen Form die häufige Herzform des Endgliedes vor.

Die Reduktion des Tasters geschieht beim noch mehrgliedrigen von der Spitze her durch Herabsinken des schwindenden Endgliedes zum Werthe einer starken Anhangspapille, dann deren Wegfall (siehe Acronycta bis Neuronia Popularis), worauf beim 2gliedrigen entweder das Basalglied einschrumpft (siehe Cidaria), so dass der endlich eingliedrige als ein ursprünglich in anderen Gattungen 2tes Glied zu betrachten ist, das nach Schwund des Basalen, direkt auf die Stipesschuppe zu sitzen kam, oder aber es

bleibt so bei vielen, wahrscheinlich allen Kleinfaltern das Basale als eingliedriges übrig (siehe Pterophorus), als solches sich durch die typische Borstengruppe documentirend. Endlich reducirt auch dieses sich bis zum Formwerth einer Papille (siehe Thecla Betulae), um schliesslich zu schwinden (Lycaena).

Der Palpus maxillaris der Schmetterlinge ist trotz scheinbar gröster Variabilität innerhalb der Art nach Gliederzahl, Stellung, nach seinen Anhängen durchaus constant. Durch Präparate von 23 Exemplaren des Eurycreon Verticalis, 38 von Leucania Pallens, 12 von Pararge Megaera und 4—12 von den meisten übrigen angeführten Arten kann ich jederzeit Gesagtes belegen. Untersucht wurden zudem noch weit mehr Exemplare jeder Art, als in Dauerpräparaten aufbewahrt sind, so z. B. von Leucania Pallens etwa 60 von Eurycreon Vertic. mindestens 40 Exemplare etc., Zahlen, die jedenfalls massgebend sein dürfen. Auch die Form der Glieder, die grössere Mächtigkeit eines derselben bleibt beim mehrgliedrigen in gleicher Art stets gleich, während der eingliedrige in seinen Umrissen geringfügigste Abweichungen in Runzelung etc. haben zu können scheint. Feststehend ist aber auch seine Form als gestielt oder sitzend. Ausnahmen werden auch dieser wie jeder wirklichen Regel kaum fehlen und wird eine solche vornehmlich interessant. Ich habe dabei das bei Neuronia Popularis bisweilen vorkommende, meist fehlende, Anhängen einer starken Papille am 2ten oder freien Endglied des Tasters im Auge, die als selten noch erhaltenes Rudiment eines bei den Acronycten etc. noch ausgebildeten 3ten Gliedes gedeutet ward. Endlich kommen wie an jedem Organ, so auch an diesem Abnormitäten vor, und verzeichne ich als eine solche, die beschriebene abweichende Tasterform, die ich an einem Exemplare von Ypsipet. Dilut. gefunden habe. Auch eine Epinephele Janira wies mir einen abnormen Taster auf.

Ob und wie weit hochgradiger Geschlechtsdimorphismus sich auch in der Tasterbildung ausdrücken mag, wage ich noch nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Bei Hibernia stimmt der Taster des wohlentwickelten Männchens durchaus mit dem des gänzlich flügellosen ♀ in allem wesentlichen. Die geringe Formverschiedenheit beruht auf Verschiedenheit der Art, der ♂ und ♀ angehörten.

Die Constanz des Maxillartasters beschränkt sich nicht allein auf die Art, sondern dehnt sich auch weiter über einen Verwandtschaftskreis aus, den zunächst wohl das natürliche Genus umschreibt. Gliederzahl, Stellung und beim mehrgliedrigen Taster

auch das Ueberwiegen eines bestimmten Gliedes an Grösse sind unter den verschiedenen Arten dieses Abtheilungsgrades (falls sie wirklich in ihm zusammengehören) übereinstimmend. Ich stütze mich dabei auf die Arten z. B. des Genus Vanessa, von denen V. Polychloros, Urticae, C-Album, Jo und Cardui zur Untersuchung kamen; sowie Pieris Brassicae, Napi und Rapae; Plusia Gamma und Chrysitis; Ortholitha Cervinata, Mensuraria, Bipunctaria; Hyponomeuta Malinellus und Evonym. verschiedene Crambiden etc. etc.

Dagegen können in der Umrissform (namentlich beim eingliedrigen Taster) geringe Abweichungen zwischen Arten des gleichen Genus vorkommen. Ebenfalls kann das Vorhandensein von Schuppen oder Borsten an letzterem wechseln (man denke an Vanessa Polychloros mit, Vanessa Urticae ganz ohne solche Anhänge des Tasters).

Nur die Borstengruppe am Basalglied des mehrgliedrigen Tasters der Kleinfalter und der Zygaenen scheint von Bedeutung.

Zufolge des vorhergehenden ist im System z. B. Eurycreon, Cinctalis von Eurycr. Verticalis mindestens artlich zu sondern und näher mit Botys Punicealis und Verwandten zu vereinigen; wenn nicht etwa die Metamorphose einen direkten Zusammenhang mit Vertic. bedingt.

Zygaena nähert sich in der Rüssel-, sp. Tasterbildung am meisten den Microlepidoptera, Hesperia auch hierin den Sphinges.

Der Maxillar-Palpus der Crambiden, Hydrocampa, der Botyden (Botys, Eurycreon, Pionea) ist nicht wie in den Angaben von Savigny, Gerstfeld etc. 3-, sondern 4gliedrig, der der Sphinges, der meisten Spanner und wohl aller Rhopalocera nicht 2-, sondern 1gliedrig. Dem 4-, nicht 3gliedrigen Taster entspricht stets eine Beschuppung des unteren Rüsseltheiles, der sonst schuppenlos ist, mit Ausnahme von Adela die bei 2gliedrigem Taster eine eigenthümliche Schuppenbekleidung des Rüssels zeigt.

Allgemeine Betrachtung.

Blicken wir auf die so gegebene Zusammenfassung (der Tasterbefunde), so glaube ich mit einigem Recht auf den Palpus maxillaris der Lepidopteren hinweisen zu dürfen, als auf ein Organ, das bei einer natürlichen Anordnung der Verwandtschaften innerhalb unserer Insektenordnung der Berücksichtigung verdient.

Nicht etwa soll damit die Absicht ausgesprochen sein, in ihm einen Punkt zu zeigen, der für sich allein schon absolut bestimmend sei (einen solchen vermögen wir ja in den sehr formenreichen Abtheilungen nie zu finden), sondern der im Verein mit sonstigen Merkzeichen von Werth ist. Gerade bei den Schmetterlingen haben ja noch weit inconstantere Organe sich eine gewisse Verwendbarkeit erworben. — Suchen wir im Kiefertaster wie gesagt bloss ein weiteres Mittel zu natürlicher Verwandtschaftsbestimmung innerhalb der einen Ordnung, ohne Rücksicht auf den genetischen Zusammenhang derselben als Ganzes mit den übrigen Ordines der Insekten, so ist zur Rechtfertigung desselben als ein solches, folgendes zu beachten.

Auf Grund überzeugender Arbeiten sehen wir heute den Typus des Schmetterlings in vollster Entfaltung entstanden in direkter Anpassung ans Blumenleben, durch die Wechselbeziehungen dieser Insekten zu den sie ernährenden und dabei zum grossen Theil durch ihre Vermittelung befruchteten Blumen. Dem entsprechend wird ganz allgemein die Subordo der Tagfalter in ihrer grössesten Abhängigkeit von den Blüthenpflanzen, ihren engsten Beziehungen zu denselben, als höchste der ganzen Ordnung betrachtet, ihr dann die Schwärmer als ebenbürtig zur Seite gestellt. — Diese Ansicht findet Ausdruck nicht allein in direkten Aussprüchen (Speyer etc.) sondern in sämmtlichen systematischen Schmetterlingswerken, deren ältere, bei der früher üblichen absteigenden Stufenfolge, diese Gruppe stets an den Beginn der Gesammtreihe stellen, während die neuen, der heute üblichen aufsteigenden Folge gemäss, mit ihnen den Schluss bilden. — Morphologisch prägt sich die durchs Blumenleben gegebene eigenartige Entwickelung (neben der an ausgedehnte Schuppenbildung gebundenen Farbenpracht) vor allem im typischen Bau der Schmetterlingsmundtheile, speciell des Saug-Rollrüssels aus, der in der That bei Tagfaltern und Schwärmern seine grösste Mächtigkeit und Complikation seines Baues wie seiner Anhänge erreicht.

Sehen wir nun zurück auf den hier geltenden Befund des Maxillartasters, so haben ja Schwärmer und Tagfalter denselben in höchstem Rückbildungsgrade, als stets eingliedriges kleines Gebilde aufzuweisen, das bei letzteren endlich zum Schwunde herabgeht. Auf der andern Seite haben wir in Betracht zu ziehen, dass sämmtliche niederen Insektenordnungen, zu denen wir irgend welche direkten Verwandtschaftsbeziehungen der Lepidopteren entdecken können, ausnahmslos einen wohlentwickelten 4—6 gliedrigen Kiefertaster besitzen. Dabei ist es gleich, ob wir Phryganiden

im Auge haben, deren Verwandtschaft zu den Schmetterlingen Speyer (siehe No. 26) soweit nahe gelegt hat, dass eigentlich nur noch Dohrns Einwand in Bezug auf die abweichenden Verhältnisse der embryonalen Entwickelung im Ei an der Annahme hindert, oder ob wir mit Herm. Müller die Schmetterlinge von phryganidenartigen Formen durch nemocere Diptern herzuleiten versuchen (eine Annahme, die der Beachtung werth ist), oder aber was die augenblickliche Kenntnisslage am dringensten gebietet, zunächst noch von einer speciellen Ordnung absehen.

Bei den beiden genannten, wie in jeder denkbaren niederen Abtheilung findet sich der mehrgliedrige Taster. Eben solch entwickeltem Taster begegnen wir in der grossen Abtheilung der Kleinfalter, finden dort denselben entwickelt bei Arten dieser, deren Sauger noch gering, die zum Theil noch wenig, zum Theil selbst noch gar nicht an Blumennahrung gewöhnt (Tinea), zum Theil noch wasserlebende, oft sacktragende Raupen haben etc. — Zwischen beiden Extremen solcher Kleinfalter und den Tagfaltern ergeben sich, regelmässig folgend, alle Stufen des Überganges. Und zwar finden sich solche in jeder einzelnen Abtheilung derart, dass wir in jeder eine Form des Tasters als überwiegend häufigste, gleichsam für dieselbe charakteristische, einem centralen grossen Artenkreis zukommende finden. Von dieser aus sehen wir dann stets einerseits, Arten mit noch vollkommenerem Zustande des Tasters an einen Grad in einer vorhergehenden Gruppe anknüpfend; auf der andern Seite, solche mit weiterem Reduktionsgrade, der für wieder eine andere Hauptgruppe das Anschlussstadium liefert. —

Für die einzelnen Subordines ergiebt sich in dieser Weise: — Ein 4 und mehr (bis 6) gliedriger Taster als einzig Generibus der Microlepidopteren zukommend, deren andere 3, 2 und 1 gliedrige Taster besitzen. Mit 3 gliedrigem beginnen einige Eulen. Der 2 gliedrige Taster in ungemein gleichartiger Gestalt wird dann für diese charakteristisch, und einige ihrer Arten weisen endlich abstehend einen bloss eingliedrigen auf. — Die Bombyces bieten eine Parallele zu den beiden letzteren Tasterformen der Noctuinen, während die 3 gliedrige jener unter den Spinnern wahrscheinlich vollkommen fehlt, sie also immerhin eine weitere Stufe repräsentiren. Doch wie schon mehrfach betont, konnte ich bisher erst zu wenig Arten dieser überhaupt im System schwierigsten Gruppe untersuchen, um mit voller Bestimmtheit sie zu beurtheilen. Namentlich erregt sie stets das Interesse durch ihre überwiegende Zahl rüsselloser Formen, die sich zwar

auch in einigen anderen Abtheilungen, dort aber stets nur vereinzelt wiederholen. Der Mangel des Rollrüssels bei vielen Spinnern ist indess keineswegs Dokument eines ursprünglichen Verhaltens, der Beweis für besonderes Alter der Gruppe, was für ihre niedersten Familien häufig angenommen wird, sondern ist entschieden auf späteren Verlust zu beziehen, den ihr wenig ausgebildeter Maxillartaster befürwortet. Bei ursprünglichem, noch aus einer älteren Insektengruppe datirendem Saugermangel wäre ein 6gliedriger Kiefertaster zu erwarten, weil diese [1]) für die Classe der Insekten überhaupt höchste Gliederzahl einigen Kleinfaltern zukommt (Micropteryginen). Dass bei ihnen sie sich abweichend sekundär eingestellt, sich hier der Maxillartaster sekundär hoch entwickelt hätte, ist nicht wohl anzunehmen, wenn wir sehen, dass dies Organ, entsprechend der successiven Fortentwickelung des Rollrüssels, sich immer weiter reducirt, Tinea und Micropteryx schon einen, wenngleich erst schwachen Rüssel aufweisen. Verständlich wird die eben ausgesprochene aufwärts fortschreitende Reduktion des ursprünglich starken Tasters schon bei Betrachtung der Lagerung der einzelnen Schmetterlingsmundtheile. Mund und Unterlippe einschliessend, steigen die Maxillenkörper (Cardo und Stipes) nur leicht um letztere gebogen an der vorderen Kopffläche ab, so dass der ihnen aufsitzende Taster direct vom aufgerollten Rüssel, dazu noch von den mächtigen Labialpalpen vollkommen verdeckt und niedergedrückt, wohl an jeglicher Funktion in dem ursprünglich ihm zugemessenen Dienste verhindert und in Folge dessen mit Zunahme des ihn verdeckenden Rüssels rückgebildet wird. Auch dürfte die stetig wiederholte Reibung des täglich meist zu zahllosen Malen sich auf- und einrollenden Rüssels direct mechanisch den Vorgang mit erklären. Endlich geschieht mächtige Entwickelung eines Organes meist auf Kosten eines nahegelegenen, mit ihm in Zusammenhang stehenden.

Kehren wir nach der Abschweifung nun zur begonnenen Feststellung der für die Einzelgruppen charakteristischen, in ihnen überwiegenden Tasterform zurück, so stellt sich diese für die Geometrae dahin fest, dass mit ihnen das entschiedene Vorwalten bloss eingliedrigen Maxillartasters beginnt, neben dem nur sehr

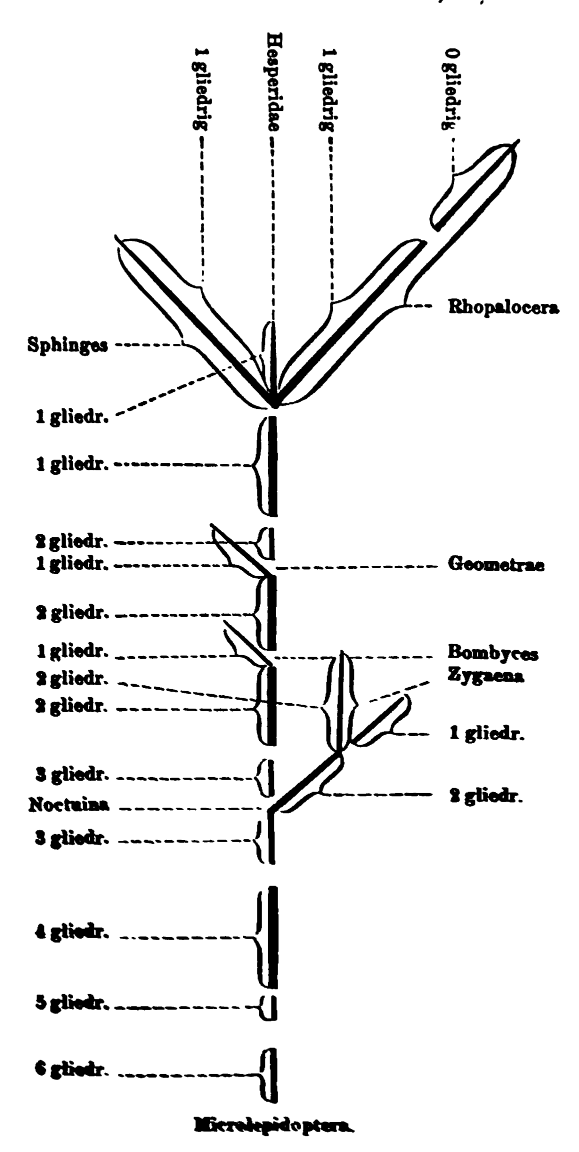
---

[1]) Das in einigen Handbüchern in niederen Insektenordnungen angegebene Vorkommen 7 gliedriger Palpen scheint mir zweifelhaft, da ich nie bei einer bestimmten Art ein solches sicher verzeichnet finden konnte. —

selten ein 2gliedriger vorkommt. Scheinbar tritt das Verhalten in Widerspruch zur Behauptung vom Rückgange des Palpus in Correlation mit der Fortentwickelung des Rüssels, da allgemein den Spannern ein nur schwacher Sauger zugesprochen wird. Indes ist die Schwäche desselben eben nur scheinbar. Im Verhältniss zum meist ungemein zarten Bau der Geometrae in allen einzelnen Theilen, wie im Gesammthabitus, ist ihr Sauger, wenn auch ebenfalls zart, so doch entschieden wohlentwickelt, von entsprechender ziemlich bedeutender Länge und reichlich ausgestattet mit allen typischen Rüsselanhängen. Unbestreitbar ist es freilich, dass bei Vertretern dieser Unterordnung, gleich wie bei vielen Micros nur spärlicher Blumenbesuch zu beobachten ist, doch kenne ich noch zu wenig ihre Lebensgewohnheiten, um dafür den Grund zu finden. Die Mundtheilbildung zeugt jedenfalls nicht davon. (Die Arten der Gattung Ortholitha fand ich freilich, trotz ihrer Regsamkeit auch bei Tage, nach eingebrochener vollständiger Dunkelheit in Menge und eifrig und fest saugend an den Blüthen der Disteln und Salvien). Eine gewisse Ähnlichkeit des Tasters der Geometrae mit dem derjenigen mit ebenfalls nur eingliedrigem Taster versehenen Kleinschmetterlingsarten scheint vorhanden, während ich für den seltenen 2gliedrigen, der die Anknüpfung vermitteln müsste, noch keine Übereinstimmung bei Microlep. gefunden habe.

Die beiden höchsten Schmetterlingsgruppen, die Schwärmer und Tagfalter endlich sind durch wohl ausnahmslos eingliedrigen Palpus maxillaris ausgezeichnet, der in jeder eine, im allgemeinen eigenartige Form besitzt. Vermittelnd tritt zwischen die beiden gleich hochentwickelten Subordines die kleine Gruppe der Hesperidae, durch die Gestalt ihres eingliedrigen Tasters mehr zu den Sphinges neigend. Die Rhopalocera überragen die Sphinges indes durch bei ihnen schliesslich sich einstellenden gänzlichen Schwund des Palpus.

Durch Linien lässt sich die aufsteigende Tasterreduktion und das Vorwalten einer Stufe derselben in jeder Gruppe folgendermassen darstellen:



Haben wir somit constatiren können, dass eine Stufe der Tasterbildung in jeder der grösseren Lepidopterengruppen vorwiegt, kann, wie es thatsächlich statt hat, dazu am Habitus des Gebildes die Hinzugehörigkeit einer Art zu einer dieser erkannt werden, so steht wohl kaum ein Grund entgegen, die Anwendung des Merkmals weiter auf die Verwandtschaftsbestimmung der kleineren Abtheilungen, Familien, Gattungen und selbst Arten aus-

zudehnen (siehe Cidaria). Solches hier zu versuchen, kann natürlich bei der geringen mir vorliegenden Artenzahl nicht meine Absicht sein, sondern nur der Beweis zur Berechtigung dazu sollte angestrebt werden.

Wenn Speyer in seiner wiederholt citirten Genealogie der Schmetterlinge (freilich nur auf die Genese ganzer Ordnungen blickend) mit Recht den Ausspruch thut, nur der individuellen Anpassung entzogene Theile des Organismus, im speciellen Fall Flügelgeäder etc. dürften als massgebend in Betracht kommen, so sind doch im kleinen Formenkreise jedenfalls die der Abänderung ausgesetzten Organe nicht weniger zu berücksichtigen, da doch erst durch die directe Anpassung die Punkte geschaffen werden, an denen die Vererbung die Gattung oder Art festigend einsetzt. Das hier betrachtete Organ fällt freilich nicht einmal streng in diesen Formenkreis. Vielmehr ist es im Ruhezustand des Thieres durch den eingerollten Rüssel, während der Nahrungsaufnahme, oder beim Mangel des Saugers durch die Lippentaster verdeckt und so dem direkten Einfluss rein äusserer Verhältnisse entzogen. Die specielle Form der vornehmlich von den einzelnen Schmetterlingsarten besuchten Blüthen berührt den Kiefertaster nicht, wohingegen durch sie andere Theile, die verschiedenen Anhänge des Rüssels, dieser selbst in Bezug auf seine grössere oder geringere Länge etc. direkt in Leidenschaft gezogen und jedenfalls ausser der Art regellos modificirt werden.

Anhang.

In den Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westphalens für 1869 begegnete mir ein Vortrag Hermann Müllers: „Über die Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Blumen und blumenbesuchende Insekten", in welchem der rühmlich bekannte Forscher unter anderem mittheilt, dass beim Untersuchen eines Mückenkopfes ihm das Vorhandensein echter Schmetterlingsschuppen an Rüssel und Palpen des Thieres aufgefallen sei, und er solche dann auch an den Flügeln, Beinen etc. wiedergefunden. Der Besitz von Schuppen überhaupt bei nemoceren Dipteren ist allerdings eine sehr altbekannte Thatsache, da schon Swammerdamm in seiner Bibel der Natur solche an den Flügeladern der Culex pipiens abbildet, während allerdings vor Müller nie die Übereinstimmung der Gebilde mit denen der

Schmetterlinge aufgefallen zu sein scheint. Die grossen Diptern-Werke von Meigen und Schiner sollen laut Müller des Umstandes nicht Erwähnung thun. Indem Müller die Ähnlichkeit hervorhebt, führt er daneben auch einige geringfügige Unterschiede zwischen den Schuppen beider Insektengruppen an, die jedoch noch verschwindender sind, als sie selbst M. erschienen. Ein solcher soll darin gegeben sein, dass die Mückenschuppe an ihrem freien Ende durch eine gerade oder nach aussen gebogene Linie begrenzt wird, während sie bei der Schmetterlingsschuppe stets stark ausgezackt sein soll. Nun ist aber die am freien Ende gerade abgeschnittene oder gleichmässig gebogene Schuppenform bei Schmetterlingen keineswegs selten, wiegt namentlich an der Beschuppung der Mundtheile von Botys und Pionea etc. den anderen Formen vor, ist endlich auf den Flügeln von Micropteryx die einzige vorkommende Form. Einen zweiten Unterschied führt M. im Vorspringen der parallelen Längsrippen der Mückenschuppe über den in äusserst zarter Linie sich endlich verlierenden Vorderrand an. Im Vergleich mit den Schuppen der meisten Schmetterlinge scheint dieser Unterschied allerdings auffällig. Bei Kleinfaltern, namentlich wieder Micropteryx und Tinea dagegen findet sich genau dasselbe Verhalten; nur bei grösserer Zartheit der Schuppen weniger auffällig. Anfangs schien mir der einzige unbedeutende, aber sicher vorhandene Unterschied in der grösseren Stärke der Längsrippen der Mückenschuppe zurückzubleiben, doch kann ich nach Untersuchung von Tinea auch diesen streichen. Namentlich die Schuppen des starken Maxillartasters dieser niedersten Kleinfalter sind mit der der Mücken so gut wie identisch. Dazu kommt, dass hier am Taster, allenthalben zwischen solchen Schuppen einzelne starke Borsten vertheilt sind, genau wie am Palpus der Mücke.

Mit der Untersuchung der Schmetterlingsmundtheile beschäftigt, zog ich, durch den Artikel angeregt, die mir im Winter erreichbaren Nemocera heran und fand bei vergleichender Untersuchung ausser dem Wegfall der Schuppenunterschiede, dass sich durch den Besitz mit echten Schmetterlingsschuppen bedeckter Mundtheile, ausschliesslich Mücken mit langem Saugrüssel auszeichnen. Wenigstens ergiebt sich das aus der Betrachtung einer Tipula und etwa 8 Arten echter Mücken. Den von mir untersuchten kurzrüsseligen Mücken, eben Tipula und 4 oder 5 der 8 anderen Arten, fehlen die Schmetterlingsschuppen nicht allein an den Mundtheilen, sondern auch an den Flügeln, Beinen etc. sind keine solchen zu entdecken. Interesse gewinnt übrigens dieser

Schuppenbesatz langer Mückenrüssel durch das ja mehr erwähnte Vorkommen von Schuppen nicht allein am Maxillarpalpus, sondern auch auf dem unteren Rüsseltheil der Kleinfalter mit entwickeltem 4gliedrigem Rüsseltaster und die Ähnlichkeit in der Form der Rüsselschuppen auf diesen Schmetterlingsrüsseln und dem Mückenrüssel. Dadurch, dass der erstere das erste, letzterer das zweite Paar der Insektenmaxillen repräsentirt, wird die Analogie des Verhaltens wenig beeinträchtigt. Weit entfernt, aus dem Befunde direkt weitere Schlüsse ziehen zu wollen, führe ich eben nur die gewiss nicht uninteressanten Thatsachen an und verweise bezüglich der von H. Müller schon an seine Befunde geknüpften Reflexionen auf seinen Artikel (No. 17 des Literaturnachweis).

Abgeschlossen zu Ende Januars 1884.

Benutzte Litteratur.

1. Berge, F., Schmetterlingsbuch.

2. Breitenbach, W., Vorläufige Mittheilung über neue Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln" im Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIV, p. 308—317 (1877).

3 Breitenbach, W., „Ueber Schmetterlingsrüssel" im Archiv für mikr. Anat. Bd. XV, p. 8—29 (1878).

4. Breitenbach, W., Beitrag zur Kenntniss des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaften. Bd. XV, p. 151 ff.

5. Burges, Edw., The Strukture and Action of a Butterfly's Trunk im American Naturalist. Vol. XIV. May 1880. Nr. 5.

6. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832 bis 1842.

7. Dohrn, Dr. A., Ueber die Bedeutung der fundamentalen Entwicklungsvorgänge in den Insekteneiern für die Systematik der Insekten (Vortrag vom Sept. 1869 zu Innsbruck). Aus der Stettiner entomol. Zeit. 1870.

8. Fabricius, Chr., Systema entomologiae. Flensburg und Leipzig 1775.

9. Geisse, Otto, Die Mundtheile der Rhynchoten. Bonn 1883.

10. Gerstfeld, G., Mundtheile der saugenden Insekten. Magisterdissertation. Dorpat 1853.

11. Graber, Dr. V., Die Insekten, in: Die Naturkräfte. München 1877.

12. Handbücher der Zoologie von: Carus u. Gerstäcker, Claus, J. v. Hoeven, Troschel.

13. Heinemann, H. v., Die Schmetterlinge Deutschlands u. der Schweiz. I. u. II. Theil. 1870 u. 1871. Braunschweig.

14. Hofmann, Dr. O., Ueber die Naturgeschichte der Psychiden. Erlangen 1859 (Inauguraldissertation).

15. Huxley, Th., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere, deutsch v. Dr. Spengel. Leipzig 1878.

16. Kirbach, P., Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Vorl. Mittheil. im zool. Anzeiger 1883. Jahrg. Nr. 151. p. 553.

17. Müller, Hermann, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Blumen und Blumen besuchende Insekten in d. Verhandlung d. naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande und Westphalens 1869.

18. Müller, Herm., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten.

19. Müller, H., Alpenblumen u. Insekten.

20. Ochsenheimer u. Treitschke, Die Schmetterlinge Europas.

21. Ratzeburg, J. Th. C., Die Forstinsekten. II. Theil die Falter. Berlin 1840.

22. Rössler, Dr. A., Die Schuppenflügler (Lepidopteren) des königlichen Regierungsbezirkes Wiesbaden und ihre Entwicklungsgeschichte, in den Jahrbüchern des nassauischen Ver. f. Naturkunde. Jahrg. 33. 1880 u. 1881.

23. Savigny, Theorie des Organes de la bouche des animaux invertebres et articules. Paris 1816.

24. Speyer, Dr. A., Zur Kenntniss der Fühler (Lepitopterologische Beiträge) u. über d. Vorkommen der Nebenaugen. Okens Isis 1838. Heft IV. p. 278—314.

25. Speyer, Dr. A., Lepidopt. Beiträge II. Zur Kenntniss der Fühler u. Bemerkungen über die systematische Anordnung der Schmetterlinge etc. in Okens Isis 1839. p. 90—126.

26. Speyer, Dr. A., Zur Geneologie der Schmetterlinge 1869.

27. Standfuss, M., Beobacht. an den schles. Arten der Gattung Psyche u. Versuch einer Systematik sämmtlicher der europäischen Fauna angehörigen Arten dieses Genus. Breslau 1879 (Inauguraldissert.).

28. Staudinger u. Wocke, Catalog der Lepidopteren des europäisch. Faunengebietes. Dresden 1871.

29. Kirbach, P., Die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Leipzig 1883 (Dissertation).

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?

Von

Dr. Oscar Hertwig,

o. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

Hierzu Tafel IX.

Vor noch nicht Jahresfrist hat E. Pflüger zwei wichtige Abhandlungen[1]) veröffentlicht: „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo". In denselben hat Pflüger, wie schon aus dem Titel hervorgeht, sich das besondere Verdienst erworben, ein ganz neues Forschungsgebiet eröffnet zu haben. Am Froschei, welches seit Prevost und Dumas so oftmals eingehenden Untersuchungen über den Furchungsprocess gedient hat, hat er jetzt wieder eine Reihe ganz neuer und auf den ersten Blick sehr merkwürdiger Erscheinungen entdeckt und dadurch bereits eine Anzahl weiterer Arbeiten anderer Forscher hervorgerufen.

Wie Pflüger mit Recht bemerkt, haben die Eier der Batrachier für die Lösung gewisser principieller Fragen die werthvolle Eigenschaft, dass sie bei einer ziemlich beträchtlichen Grösse aus einer dunkel pigmentirten und aus einer hellen, weil unpigmentirten Hemisphäre, bestehen und in Folge dessen auch eine feste und leicht bestimmbare Eiaxe besitzen, welche man erhält, wenn man die Mitte der pigmentirten mit der Mitte der unpigmentirten Hälfte der Kugeloberfläche verbindet. Die Axe nimmt stets eine lothrechte Stellung ein, wenn Froscheier befruchtet und in Wasser gebracht werden, so dass die Gallerthülle quellen kann. Hier-

---

[1]) 1) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXI 1883.

2) Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. 2. Abhandlung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII 1883.

bei wird immer der Mittelpunkt der schwarzen Hemisphäre, nach oben gekehrt, daher er auch als oberer oder animaler Pol bezeichnet wird im Gegensatz zum Mittelpunkt der weissen Hemisphäre, dem unteren oder vegetativen Pol. Der Schwerpunkt des Eies fällt mithin nicht mit dem Centrum der Kugel zusammen, sondern ist mehr dem vegetativen Pole genähert. Zu der Eiaxe stehen die beiden ersten Furchungsebenen in einem gesetzmässigen und leicht erkennbaren Verhältniss. Sie sind ebenfalls genau lothrecht gestellt und schneiden einander unter rechtem Winkel in einer Linie, welche unter normalen Verhältnissen mit der Eiaxe zusammenfällt und Furchungsaxe genannt wird. So zerlegt sich das Ei durch die zwei ersten Theilungen in vier gleichgrosse Stücke, deren jedes mit einer schwarzen oberen und einer weissen unteren Hälfte versehen ist. Die dritte Theilungsebene bildet sich darauf genau in horizontaler Richtung aus, fällt aber nicht mit dem Aequator des Eies zusammen, sondern schneidet die Eiaxe in einiger Entfernung vom animalen Pole, so dass jetzt vier kleinere nach oben gelegene oder animale Zellen und vier grössere, zum Theil unpigmentirte, am vegetativen Pole symmetrisch gruppirte, vegetative Theilstücke entstanden sind.

Von diesem normalen Furchungsschema hat Pflüger höchst interessante Abweichungen durch experimentelle Eingriffe hervorrufen können. Er hat die nach der Befruchtung bald eintretende Drehung der Eier dadurch zu verhindern gesucht, dass er die letzteren mit ihrer klebrigen Schleimhülle einzeln auf Uhrschälchen festklebte und sie nur mit einem Tropfen besamten Wassers befruchtete. Da in Folge des geringen Wasserzusatzes die Gallerthülle nicht genügend quellen kann, bleibt sie dem Dotter fest aufliegen und hemmt das Rotiren desselben, ohne aber das Eintreten des Furchungsprocesses zu stören. Der Experimentator hat so ein Mittel in der Hand, um beim Aufkleben der Gallerthülle oder später durch Verstellung der Uhrschälchen der Eiaxe jede beliebige Richtung zur Horizontalebene zu geben. Hierbei entdeckte Pflüger die auffallende Thatsache, dass auch in allen den Fällen, wo die Eiaxe keine lothrechte ist, doch die beiden ersten Furchungsebenen mit Constanz vertical gestellt sind, und er zog aus diesen Fundamentalversuchen, sowie aus einer Reihe sich anschliessender weiterer Beobachtungen den weittragenden Schluss, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Zelltheilungen ausübt, dass „die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die

Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat." Er bezeichnet die von ihm entdeckten Thatsachen „als einen speciellen Fall eines allgemeineren noch unbekannten Gesetzes, wonach die Schwerkraft die Organisation überhaupt beherrschen soll."

Als ich die bedeutungsvollen Abhandlungen kennen lernte, wollte es mir auf Grund der Erfahrungen, welche ich über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der verschiedensten Thiere gesammelt hatte, fraglich erscheinen, ob die an sich ausserordentlich werthvollen Experimente nur die eine ihnen von Pflüger gegebene Deutung zuliessen. Bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich in unserer medicinischen Gesellschaft gleich nach dem Erscheinen der ersten vorläufigen Mittheilung von Pflüger entspann, sprach ich die Ansicht aus: es möchten die neu entdeckten Thatsachen sich wohl so erklären lassen, dass im Froschei sich Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht befinden, von welchen die eine normaler Weise mehr nach dem animalen Pol, die andere nach dem vegetativen Pole zu angesammelt ist, woraus sich das Bestreben der Eier ihre primäre Axe lothrecht zu stellen erklärt. Wenn nun die Eier in eine Zwangslage, wie es durch Pflüger geschehen ist, gebracht worden sind, werden sie zwar verhindert in der Dotterhaut zu rotiren, bis der excentrisch gelegene Schwerpunkt in die Ruhelage gekommen ist, aber desswegen ist noch keineswegs ausgeschlossen, dass nicht im Innern eine Verschiebung der verschiedenartigen Eibestandtheile an einander erfolgt, bis letztere wieder sich mehr oder minder an dem durch die Zwangslage bestimmten oberen Pole angesammelt und dadurch ein dem normalen Zustand ähnliches Gleichgewichtsverhältniss hergestellt haben. Zur Veranschaulichung meiner Ansicht wies ich auf das Hühnerei, an welchem die Keimscheibe auch den höchsten Punkt im Dotter einnimmt, mag das Ei gelagert werden wie es will. Die Heranziehung dieses Beispieles lag mir nahe. Lehrt uns doch eine vergleichende Betrachtung, dass die inäqual sich furchenden Eier, zu welchen das Froschei gehört, einen Uebergang bilden zu den meroblastischen Eiern der Fische, Vögel und Reptilien. Die bei ersteren am animalen Pole angesammelte Substanz entspricht der Keimscheibe, doch mit dem Unterschiede, dass die Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter hier schärfer durchgeführt, dort gleichsam noch mehr in Vorbereitung begriffen ist.

Ob die von Pflüger aufgestellte Hypothese, dass die Schwerkraft die Zelltheilung überhaupt beherrscht, richtig ist,

muss sich zeigen, so schloss ich weiter, bei der Theilung von solchen kugeligen Eiern, die aus gleichartigem Dottermaterial aufgebaut einen central gelegenen Schwerpunkt haben. An den Eiern der Echinodermen, welche diesen Bedingungen entsprechen, nahm ich mir vor eine derartige Prüfung durchzuführen, sobald sich mir dazu eine Gelegenheit bieten würde. Soweit mir aus meinen früheren Untersuchungen noch erinnerlich war, konnte hier die erste Theilungsebene die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe einnehmen.

Noch ehe ich Gelegenheit hatte, mir hierüber wieder Gewissheit zu verschaffen, hat Born wenige Monate nach der Publication von Pflügers Abhandlungen gegen die in ihnen aufgestellte Hypothese Zweifel laut werden lassen und dieselben in einer Anmerkung in seinen „Beiträgen zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten" ausgesprochen [1]).

Born vermuthet, es möchten sich die von Pflüger mitgetheilten Thatsachen in der Weise erklären lassen, dass bei den in Zwangslage befindlichen Eiern der befruchtete Kern resp. dessen Umgebung als der specifisch leichtere Theil des Eiinnern seinen Platz verändere und sich, soweit es die Consistenz der Eirinde erlaubt, dem höchsten Puncte der Eioberfläche nähere. Er versprach an den Froscheiern eine experimentelle Prüfung nach dieser Richtung im nächsten Frühjahr vorzunehmen, was jetzt auch geschehen ist. Während ich noch am Mittelmeer verweilte, hat Born bereits eine kurze Mittheilung [2]) seiner Ergebnisse veröffentlicht. Aus ihnen geht in der That hervor, dass bei Eiern, die in Zwangslage gebracht werden, Verlagerungen im Eimaterial namentlich in Bezug auf den Kern eintreten, was sich zum Theil schon am Studium der Oberflächenveränderungen, hauptsächlich aber an Durchschnittsbildern erkennen lässt.

Gleichzeitig mit Born haben Roux und Rauber die Pflüger'sche Hypothese einer experimentellen Prüfung unterworfen.

---

[1]) G. Born, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Arch. f. d. ges. Physiologie XXXII pag. 479—81.

[2]) G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Verhandlungen der medicinischen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Lieferung vom 4. April 1884. Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift Nr. 8.

Roux[1]) stellte den Versuch an, ob die Froscheier sich bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere noch entwickeln können. Er brachte gleich nach der Befruchtung das Beobachtungsmaterial in feuchte Watte verpackt auf einen Centrifugalapparat, dessen Umdrehungsgeschwindigkeit so regulirt wurde, dass die an ihm befestigten Eier während der Umdrehung die beliebig durcheinander gerichteten Anfangsstellungen ihrer Eiaxen beibehielten. Es zeigte sich, dass die Eier sich nicht minder gut und minder rasch entwickelten, als die unter normalen Bedingungen befindlichen; es wurde festgestellt, dass jetzt die erste Furchungsaxe immer, auch wenn die Objecte in der Gallerthülle fixirt worden waren, mit der Eiaxe zusammenfiel, dass die erste Horizontalfurche mit wenigen Ausnahmen wie normal näher dem schwarzen Pole lag, dass die schwarzen, jetzt weder oberen noch unteren Zellen sich rascher theilten als die weissen und dass der Urmund normaler Weise am Rande der weissen und schwarzen Hemisphäre sich befand. Roux zieht hieraus mit Recht den Schluss, „dass die Schwerkraft nicht unerlässlich nöthig für die Entwicklung ist, dass ihr keine nothwendige richtende und die Differenzirung veranlassende Wirkung zukommt", dass vielmehr „das befruchtete Ei alle zur normalen Entwickelung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt und producirt."

Rauber[2]) hat im Sinne von Pflüger Schwerkraftversuche an Forelleneiern angestellt. Wenn er dieselben mit eigens construirten versilberten Klammern fixirte und so lagerte, dass der Keim nach abwärts gerichtet war, so zeigte die Dotterkugel das Bestreben aus der umgekehrten Lage in die Normalstellung zurückzukehren. Dabei durchschritt der Keim, indem er die normale Lage zu gewinnen suchte, nicht etwa den Nahrungsdotter in kürzester Linie, sondern er machte eine peripherische Bewegung, es rotirte die ganze Eikugel innerhalb des zwischen ihr und der Eikapsel vorhandenen engen Zwischenraumes. Wenn man diesem Rotationsbestreben durch immer erneute Lagecorrecturen entgegen wirkte, so blieb eine normale Entwicklung aus. In einigen Fällen

---

[1]) Wilhelm Roux, Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere.
Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift. Nr. 6. 1884.

[2]) A. Rauber, Schwerkraftversuche an Forelleneiern.
Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 12. Febr. 1884.

bewahrte zwar der Keim als ganzes seine Form, war aber auf's seltsamste und nur in kleinen Strecken zerklüftet, in anderen Fällen dagegen bot er eine zerflossene dünne Schicht auf der Dotterkugel dar, ohne dass eine Spur von Furchung vorhanden war.

Rauber experimentirte auch mit der Centrifugalkraft und beobachtete, dass die Forelleneier sich im Centrifugalapparat so lagern, dass die Eiaxe wagrecht und zwar der Keim centripetal, der Nahrungsdotter centrifugal gerichtet ist, und dass sie sich in dieser Stellung ganz normal entwickeln. Rauber zieht aus diesen Experimenten den Schluss, dass die Schwerkraft auch durch die Centrifugalkraft ersetzt werden könne, dass aber eine richtende Kraft überhaupt vorhanden sein müsse, sei es diese oder jene, unter deren Einfluss die Entwicklung sich vollziehe.

Noch ehe die vorläufigen Mittheilungen von Born, Roux und Rauber erschienen waren, hatte ich während der Osterferien einen 6wöchentlichen Aufenthalt am Mittelmeer benutzt um neben anderen Untersuchungen die Pflüger'sche Theorie, wie ich es mir schon vor längerer Zeit vorgenommen hatte, an den Eiern der Echinodermen zu prüfen, welche für die Entscheidung der vorliegenden Fragen insofern wichtig sind, als sie einer äqualen Furchung unterliegen.

Die von mir zur Beobachtung gewählten Seeigeleier sind sehr klein, vollkommen durchsichtig und rein kugelig. Sie bestehen fast nur aus Protoplasma oder Bildungsdotter, der sehr kleine gleichmässig im Inhalt vertheilte Körnchen aufweist, während Dotterconcremente, Fetttropfen und dergl. ganz fehlen. Der befruchtete Kern kommt immer in den Mittelpunkt der Kugel zu liegen, in welchen wir auch wohl ohne Bedenken ihren Schwerpunkt verlegen dürfen, in Anbetracht der gleichförmigen Vertheilung und des gleichartigen Characters des Dottermaterials. Eine bestimmte Eiaxe lässt sich daher nicht unterscheiden, vielmehr dürfen wir annehmen, dass alle Axen einander gleichwerthig sind. Unmittelbar nach der Befruchtung hebt sich eine feine Membran von der Dotteroberfläche ab und lässt einen nicht unbeträchtlichen mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum hervortreten, in welchem die Eikugel Rotationen unbehindert würde ausführen können.

Um die Eier während der Theilung unter dem Mikroskop zu beobachten, brachte ich eine grössere Anzahl nach vorgenommener Befruchtung in einen hängenden Wassertropfen an der Unterfläche eines Deckgläschens, mit welchem eine kleine feuchte Kammer

geschlossen wurde, so dass die Entwicklung viele Stunden ungestört vor sich gehen konnte. Der Apparat wurde dann auf dem Mikroskoptisch ruhig stehen gelassen und die erste Theilung abgewartet, welche bei einer Zimmertemperatur von 14 Grad Reaumür etwa nach einer und einer halben Stunde erfolgte.

Da die Eier im hängenden Tropfen sowie in der weit abstehenden Dotterhaut ohne Hemmniss rotiren können, da ferner bei ihrer ausserordentlichen Kleinheit die Reibungswiderstände sehr gering sind, so musste es sich gewiss an solchen Objecten zeigen, ob die Schwerkraft eine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt. Von einer solchen aber war, um es gleich hervorzuheben, nichts zu bemerken. Schon auf dem Stadium, wo der faserig metamorphosirte Kern sich gestreckt und die am lebenden Object deutlich erkennbare Hantelfigur hervorgerufen hat, ist bei mittelstarken Vergrösserungen wie bei Zeiss D wahrzunehmen, dass die Axe der Kernspindel zwar häufig in der Horizontalebene liegt (Fig. 16 *c*), aber sehr oft auch alle möglichen Winkel mit derselben bildet. Nicht selten auch ist sie rein lothrecht gestellt, so dass dann die beiden Köpfe der Hantelfigur sich über einander befinden und sich bei mikroskopischer Untersuchung decken (Fig. 16 *b*). Dann sieht man, wenn man auf die Oberfläche des Eies einstellt, nur e i n e Strahlung, nur den einen Kopf der Hantel, und erst bei Senkung des Tubus gewahrt man die tiefer gelegene zweite, während die erste im mikroskopischen Bilde verschwindet.

Von der Stellung der Kernspindel, deren Lage am lebenden Objecte die Hantelfigur angibt, hängt es ab, in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird. Denn letztere schneidet immer die Axe der Kernspindel in ihrer Mitte unter rechtem Winkel. Wenn also die letztere in der Horizontalebene liegt, so muss die Furchungsebene später genau lothrecht stehen. Ist dagegen die Kernaxe lothrecht gestellt, so muss die Furchungsebene mit der horizontalen zusammenfallen. Schrägstellung der Kernaxe endlich bedingt in entgegengesetzter Richtung erfolgende Schrägstellung der Furchungsebene.

Demnach gestaltet sich nun auch das Resultat, wenn wir etwas später das Präparat nach erfolgter Theilung wieder untersuchen. Bei einem Theil der Eier sehen wir die Furchungsebene vertical gestellt, bei anderen unter allen möglichen Winkeln zur Horizontalebene schräg geneigt (Fig. 16 *a*), bei wieder anderen mit der Horizontalebene zusammenfallen, sodass (Fig. 16, *b*), da die Halb-

kugeln sich von oben gesehen decken, bei oberflächlicher Untersuchung das Ei wie ein ungetheiltes erscheinen kann.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn die Prüfung in einer etwas anderen Weise vorgenommen wird. Man kann die befruchteten Eier, anstatt in den hängenden Tropfen zu bringen, auch in der gewöhnlichen Weise auf dem Objectträger mit einem Deckgläschen bedeckt untersuchen. Nur muss man dann das letztere, damit die unter ihm befindlichen Eier nicht gedrückt werden, mit entsprechend hohen Wachsfüsschen an den 4 Ecken versehen. Auch darf man die Eier erst eine Stunde vor Eintritt der Theilung unter das Deckgläschen bringen, da bei längerem Verweilen unter demselben sie theils durch mangelnden Zutritt von Sauerstoff, theils durch Verdunstung des Meerwassers geschädigt werden.

Die Eier der Echiniden lehren uns also, dass die Schwerkraft nicht schlechtweg einen richtenden Einfluss auf die Lage der Theilungsebenen thierischer Zellen ausübt, dass sie mithin auch keine Kraft ist, welche nach einem uns noch unbekannten Gesetze die thierische Organisation in weitgehender, tief eingreifender Weise beherrscht, wie es Pflüger nach seinen Experimenten am Froschei wahrscheinlich zu machen versucht hat.

Mit diesem negativen Ergebniss ist selbstverständlich die Frage, welche durch Pflüger auf die Tagesordnung gestellt worden ist, in keiner Weise erledigt. Es tritt daher jetzt an uns die Aufgabe heran, von unserem Standpunkt aus zu versuchen, ob zur Zeit eine Antwort auf die aufgeworfene Frage gegeben werden kann. Dies soll den Gegenstand für den zweiten Theil unserer Abhandlung bilden. In demselben werden wir nach den Ursachen zu forschen haben, durch welche die gesetzmässige Aufeinanderfolge der ersten Furchungsebenen in den thierischen Eiern und ihre in vielen Fällen nachweisbare gesetzmässige Orientirung im Raume hervorgerufen wird; und weiterhin werden wir im Anschluss daran zu prüfen haben, wie die durch experimentelle Eingriffe am Froschei erzielten abnormen Furchungserscheinungen zu erklären sind. Zu diesem Zwecke wollen wir uns aber nicht auf die Untersuchung der Eier von Frosch und Seeigel beschränken. Da ein Einzelfall besser verständlich wird, wenn er in seinem Zusammenhang mit der Gesammtheit gleichartiger Erscheinungen dargestellt wird, wollen wir die Gesammtheit der Erscheinungen, welche sich in den thierischen Eizellen vor und nach der Befruchtung abspielen, soweit es nothwendig ist, in das Auge fassen. Wir werden finden, dass hier ein ausgedehntes und werthvolles Be-

obachtungsmaterial vorliegt, durch dessen Heranziehung und Verwerthung ich zur Klärung der zu lösenden Aufgabe beizutragen hoffe.

Zur Erleichterung der Uebersicht wollen wir dasselbe in 4 Abschnitten besprechen. Von diesen handelt der erste über die Vertheilung der Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle. Der zweite Abschnitt wird sich mit der Lage des Kerns im thierischen Ei beschäftigen. In einem dritten Abschnitt wird dann auseinander gesetzt werden, wie von der Lage des Kerns und der Vertheilung des Dottermaterials die Richtung der ersten Furchungsebenen in gesetzmässiger Weise bestimmt wird, im vierten Abschnitt endlich haben wir auf die abnormen Furchungserscheinungen einzugehen. Die auf diesem Wege erzielten Ergebnisse werden wir in einem fünften Abschnitte zusammenfassen.

I. Abschnitt.

Ueber die Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle.

Bekanntlich sind die Eier im Thierreich von einer ausserordentlich verschiedenen Grösse und Beschaffenheit. Bei einigen Arten so klein, dass sie kaum noch mit unbewaffnetem Auge als Pünctchen erkannt werden, erreichen sie bei andern Arten einen im Vergleich zu ersteren riesig zu nennenden Umfang wie in der Classe der Vögel und Reptilien. Gleichwohl haben wir es hier wie dort nur mit einem einfachen Elementartheil, nur mit einer einfachen einkernigen Zelle zu thun. Die verschiedene Grösse und Beschaffenheit der Eier aber hängt davon ab, dass in das Protoplasma der Zelle, hier mehr, dort minder, in mannichfach wechselnder Beschaffenheit Reservestoffe abgelagert werden, welche die Bestimmung haben, allmählich während der embryonalen Theilungsprozesse zur Ernährung der Embryonalzellen aufgebraucht zu werden. Die beiden nach Aussehen und Bestimmung verschiedenen Eibestandtheile hat man als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden, wobei man unter ersterem das active Zellenplasma versteht. Je kleiner die Eier sind, umsomehr bestehen sie fast durchweg aus Bildungsdotter, wie z. B. die Eier der Echinodermen; je mehr sie an Grösse zunehmen, umsomehr wächst in gleichem Maasse der Reichthum des Nahrungsdotters, der aus Eiweiss-plättchen, -schollen, und -kügelchen, aus Fett-körnchen

und -Tropfen zusammengesetzt ist. In der Vertheilung dieses Materiales lässt sich eine gewisse gesetzmässige Erscheinung nicht verkennen. Wenn die Eier klein und nur mit Spuren von Nahrungsdotter versehen sind, so ist derselbe meist gleichmässig im Eiinhalt vertheilt. In Folge dessen fällt der Schwerpunkt — wir wollen uns hier nur mit solchen Eiern beschäftigen, die, wie es ja fast durchweg der Fall ist, Kugelgestalt haben — mit dem Centrum der Kugel zusammen. Im Wasser wird ein solches Ei alle möglichen Lagen einnehmen können, da in Bezug auf die Schwerkraft sich alle seine Axen gleichartig verhalten. Das Ei ist homaxon.

Als Beispiel verweise ich auf die Eier der meisten Echinodermen. An ihnen wüsste ich, nachdem die Richtungskörper hervorgeknospt und von der Oberfläche abgefallen sind (Figur 4) nicht wie es möglich wäre, an irgend einem Merkmal eine Eiaxe vor den übrigen besonders zu kennzeichnen.

Eine besondere Eiaxe wird nun um so deutlicher unterscheidbar, je mehr der Dotterreichthum wächst, da sich jetzt gewöhnlich auch in einem entsprechenden Maasse eine Ungleichheit in der Materialvertheilung ausbildet.

Wir sehen, wie an der Oberfläche einer Eihälfte sich die eigentlich active protoplasmatische Substanz relativ frei von Nahrungskörnchen erhält, während in der entgegengesetzten Eihälfte der Nahrungsdotter immer massenhafter angehäuft wird. Dies kann so weit gehen, dass, wenn die Dotterkörner und Schollen eine ansehnliche Grösse erreichen und dicht aneinander gepresst sind, die protoplasmatische Substanz zwischen ihnen nur noch in Form feinerer Scheidewände oder auf dem Durchschnitt in Form eines zarten Netzwerks bestehen bleibt (Fig. 1—3). Somit sind jetzt an der Eikugel in Folge der verschiedenartigen Vertheilung der beiden Dottersubstanzen zwei ungleichmässig entwickelte und leicht erkennbare Pole entstanden, 1) der formative oder animale Pol *(A)*, an welchem sich der Bildungsdotter in mehr oder minder reichem Maasse ansammelt, und 2) der durch seinen Dotterreichthum ausgezeichnete vegetative Pol *(V)*. Aus der ursprünglich homaxonen ist jetzt eine monaxone Eiform entstanden. Bei dieser hat sich gleichzeitig auch der Schwerpunkt verändert. Denn wenn man Eier, welche die eben beschriebene Beschaffenheit in ausgeprägter Weise zeigen, in Flüssigkeiten bringt und auf ihre Gleichgewichtslage untersucht, ist stets der animale Pol nach oben gerichtet; die Eiaxe nimmt eine lothrechte Stellung ein, der Schwerpunkt ist ein

excentrischer, indem er aus dem Centrum auf der Eiaxe mehr oder minder nach dem vegetativen Pole zu verschoben worden ist. Wir können daraus schliessen, dass im allgemeinen dem Bildungsdotter ein geringeres specifisches Gewicht zukommt als dem Nahrungsdotter. Nirgends tritt wohl diese Thatsache auffälliger hervor, als bei den Eiern der Vögel, bei denen der Bildungsdotter in Form einer Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt. Man mag ein Hühnerei drehen und wenden, wie man will, es wird die Keimscheibe stets und sofort in aller kürzester Zeit die höchste Stelle der Kugel einnehmen.

In manchen Thierstämmen, wie z. B. bei den Mollusken, kann man bei Vergleichung verschiedener Arten verfolgen, wie sich allmählich der Gegensatz zwischen animalem und vegetativem Pole immer schärfer ausprägt.

Bei den relativ kleinen Eiern der Tellerschnecken (Fig. 15) ist, wie wir der Arbeit von Rabl entnehmen, eine deutliche polare Differenzirung ausgeprägt, indem der animale Pol und die animale Hälfte des Keimes von kleinen, der vegetative Pol und die vegetative Hälfte von groben Dotterkörnchen eingenommen werden. Im auffallenden Lichte erscheint daher der animale Pol weisslich, der vegetative gelb. Eine scharfe Grenze zwischen beiden existirt jedoch nicht; vielmehr gehen sie unmerklich und continuirlich in einander über.

Bei den Heteropoden und Pteropoden markirt sich der Gegensatz zwischen animalem und vegetativem Eipol schon schärfer, so namentlich bei Cymbulia (Fig. 1 u. 2). Hier sammelt sich an ersterem eine Scheibe von fast ganz homogenem Protoplasma an, in welchem der grosse Furchungskern eingebettet ist. Der Gegensatz wird um so auffallender, als der vegetative Hauptheil des Eies aus besonders grossen Dotterkörnern zusammengesetzt ist.

Die Endstufe des Sonderungsprocesses wird dann bei den Cephalopoden erreicht, deren voluminöser gewordene Eier dem meroblastischen Typus angehören. Hier hat sich am äussersten Pole eine Scheibe von Bildungsdotter (wie bei Cymbulia) abgesondert; während aber bei letzterer noch das ganze relativ kleine Ei sich theilt, bleibt der Furchungsprocess bei den Cephalopoden bloss auf den Bildungsdotter beschränkt, der dotterhaltige Hauptheil des Eies aber bleibt ungetheilt, weil die Kräfte des spärlich vorhandenen activen Protoplasma gleichsam nicht ausreichen, um das allzu massenhaft angesammelte passive Dottermaterial zu bewältigen und in kleinere Stücke zu zerlegen.

Im Stamme der Wirbelthiere bilden die Eier der Amphibien ausser denjenigen der Cyclostomen und Ganoiden einen Übergang zu den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel. Auch ist hier in ähnlicher Weise wie bei den Mollusken demonstrirbar, dass sich allmählich bei einigen Arten am animalen Pole Protoplasma reichlicher ansammelt, und dass sich dieses bei anderen Arten zu einer Keimscheibe absondert, an welcher sich allein der Furchungsprocess abspielt. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln entwickelt sich überall eine deutlich gesonderte Keimscheibe; bei den Amphibien aber macht sich am animalen, durch seine Pigmentirung characterisirten Pole eine reichlichere Protoplasma-ansammlung, welche man erwarten sollte, nicht sofort bemerkbar. Auf mikroskopischen Durchschnitten scheinen die Dotterplättchen in der ganzen Eimasse gleichmässig vertheilt zu sein; nur sind sie, wie Will [1]) bemerkt, am dunklen Eipol von der geringsten Grösse. Gleichwohl weisen verschiedene andere Umstände darauf hin, dass die animale Eihälfte der Amphibien die protoplasmareichere ist und insofern der Keimscheibe meroblastischer Eier, wie z. B. des Hühnereies entspricht. Man darf dies schliessen 1) aus dem eigenthümlichen Verlauf des Furchungsprocesses, der rascher erfolgenden Theilung der animalen Zellen, und 2) aus dem verschiedenen specifischen Gewicht der dunklen und der hellen Hemisphäre. Die erstere ist, wie aus Versuchen von Roux und Born (loco cit.) hervorgeht, schon vor der Befruchtung die leichtere.

Unbefruchtete Froscheier, wenn sie in Wasser gebracht werden, drehen sich, bis dass die Eiaxe lothrecht steht. „Nur geschieht diese Drehung viel langsamer als bei den befruchteten. Während diese verlagert nur wenige Minuten brauchen, um den dunklen Pol nach oben zu richten, dauert es, bis alle unbefruchteten Eier in einer Schale mit Wasser sich vollkommen gedreht haben, oft 5—6 Stunden.“ Ferner hat Roux gefunden, dass „auch Froscheier, welche noch nicht in den Uterus übergetreten waren, und noch der Gallerthülle entbehrten, ja selbst noch ganz unfertige Eier des Eierstocks von erst der halben Grösse der Norm die Drehung zeigten, sobald sie in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewichte, um darin schwimmen zu können, gebracht wurden. Durch Kochen abgetödtete Eier verlieren diese Eigenschaft nicht. Wenn solche aus der Gallerthülle, sofern solche schon vorhanden, ausgelöst und in eine als Vehiculum verwendete

[1]) Will, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zoologischer Anzeiger 1884 Nr. 167.

Mischung von Wasserglas und Wasser gelegt wurden, drehten sie sich mit dem schwarzen Pole nach oben und kehrten nach jeder künstlichen Umwendung in ihre alte Lage rasch zurück." Wenn wir aus einem geringeren specifischen Gewicht auf eine reichlichere Protoplasmaansammlung am animalen Pole der Amphibieneier schliessen, werden wir wohl kaum einen Fehlschluss thun, da wir in zahlreichen Fällen direct sehen können, wie das eine durch das andere bedingt wird.

Der Vertheilung des Dottermaterials in den Eizellen ist schon oftmals nach verschiedenen Richtungen hin Beachtung geschenkt worden. So hat Balfour[1]) vor kurzem dieselbe zur Classification der Eier benutzt, indem er 3 Typen unterscheidet, einen alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen. Alecithal nennt er Eier mit geringer gleichmässig vertheilter Menge von Nahrungsdotter und aequaler Furchung, telolecithal sind Eier mit polarer Differenzirung in Folge der Ansammlung der Dotterkörner am vegetativen Pol, beim centrolecithalen Typus endlich ist das Dottermaterial, wie wir es sehr häufig bei den Arthropoden beobachten, im Centrum angesammelt und von einer mehr oder minder dicken Schicht feinkörnigen Protoplasmas, dem Keimblastem Weismanns, ringsum gleichmässig eingehüllt.

Schon vor Jahren hat Jäger[2]), worauf Rauber aufmerksam macht, die Dottervertheilung mit der Schwerkraft in Beziehung gebracht. Er meint, dass unter dem Einfluss der Erd-Schwere eine Sortirung der Keimprotoplasmabestandtheile in leichtere und schwerere stattfinde, und nennt diesen Process die geocentrische Differenzirung der Eier, die unterscheidbar werdende Eiaxe aber nennt er die geocentrische. Jäger vergleicht das Keimprotoplasma, welchem er einen hohen Wassergehalt zuschreibt, einer Flüssigkeit, in welcher sich bei ruhigem Stehen die darin suspendirten Theile genau in der Ordnung ihres specifischen Gewichts geocentrisch differenziren. Den geocentrischen Differenzirungsprocess betrachtet er als einen sehr bedeutungsvollen und er misst ihm einen so weitgehenden Einfluss auf alle Entwicklungsvorgänge zu, dass er zu dem Schluss kommt: die Befruchtung ist weder die einzige, noch die allgemeinste Entwicklungsursache, sondern die geocentrische Differenzirung des Dotters durch die Erdschwere ist nicht

---

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. I 1880.

[2]) G. Jäger, Zoologische Briefe. XVII. Brief pag. 384—391.

bloss ebenso nöthig, sondern sie ist auch die allgemeinste Entwicklungsursache, die in manchen Fällen (Parthenogenesis) völlig ausreicht, aber in der Mehrzahl der Fälle durch die Wirkung der Befruchtung unterstützt werden muss". Jäger ist zu der Überzeugung gelangt, dass die Schwerkraft der Zeit nach und auch dem Rang nach die erste morphogenetische Kraft bei der Ontogenese ist.

Dieser Anschauung, sowie überhaupt dem Versuch Jägers, die Entstehung telolecithaler Eier einzig und allein aus dem Einfluss der Schwerkraft zu erklären, bin ich nicht in der Lage beizustimmen. Wie eine Prüfung aller Thatsachen lehrt, kann es sich hier nicht bloss um eine einfache mechanische Erscheinung handeln, um eine Sortirung verschieden schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht etwa nach der Weise wie eine Mischung von Wasser und Oel sich in zwei Lagen sondert. Wenn auch selbstverständlich von vornherein zugegeben werden muss, dass die Eisubstanzen von verschiedenem Gewichte unausgesetzt der Einwirkung der Schwerkraft unterworfen sind, so braucht deswegen eine Sortirung nach dem Gewicht doch nicht stattzufinden, solange noch andere Kräfte in der Eizelle wirksam sind und die Anordnung der Theile bestimmen. Solche Kräfte aber sind in jeder Zelle vorhanden. Nicht nur ist das Protoplasma eine mit complicirten Kräften ausgestattete organisirte Substanz, sondern es finden auch zwischen ihr und dem Kern Wechselbeziehungen statt, durch welche die Dotterkörner verhindert werden können, eine ihrer Schwere entsprechende Lage einzunehmen.

Durch Thatsachen lässt sich dieses beweisen. Eine Keimscheibe tritt erst an den reifen und befruchteten Eiern der Fische auf, an den Ovarialeiern, obwohl diese dasselbe Protoplasma und dasselbe Dottermaterial enthalten, fehlt sie, indem die Theile noch scheinbar gleichmässig im Ei vertheilt sind. Warum hat hier die Schwerkraft, welcher das Ei im Ovarium doch ebenso gut unterworfen ist, nicht auch eine Sortirung des verschieden schweren Materials zu Stande gebracht? Warum verweilt bei den unreifen Eiern der Thiere das Keimbläschen, obwohl es, aus flüssigeren Theilen bestehend, specifisch leichter ist, in der Mitte des Dotters und steigt erst bei Beginn der Eireife an die Oberfläche empor? Warum sammelt sich bei den dotterreichen Eiern der Arthropoden der Bildungsdotter nicht als Scheibe an der Oberfläche an, sondern umhüllt ringsum den central gelegenen Dotter?

Solche Beispiele, die sich leicht vermehren lassen, sind Finger-

zeige, dass ausser der Schwere noch andere, sogar wirkungsvollere, in den Eisubstanzen selbst gelegene Kräfte die Anordnung der Theile bestimmen. Wir sind hier sogar in der Lage, zwei in der Eizelle sich abspielende Entwicklungsprocesse anzuführen, durch welche ganz offenbar die Entstehung telolecithaler Eier, wenn nicht ausschliesslich bedingt, so doch wenigstens in hohem Grade gefördert wird, ich meine 1) die Bildung der Richtungskörper und 2) den Befruchtungsact.

1) Bei dem Process, welchen ich in einer andern Arbeit [1]) als die Reifung des Eies bezeichnet habe, rückt das Keimbläschen aus seiner centralen Lage heraus und nach der Oberfläche des Eies empor und zwar wandert es nach dem animalen Pole, wenn ein solcher schon vorher ausgeprägt war; ist dies aber nicht der Fall, so wird diejenige Stelle der Eioberfläche, zu welcher der Kern emporsteigt, zum animalen Pole umgebildet. Während der Wanderung löst sich das Keimbläschen auf und lässt aus einem kleinen Theil seines Inhalts, aus seinen activen Kernbestandtheilen die Richtungsspindel entstehen, welche einen in Theilung begriffenen Kern vorstellt. Wie nun schon im Allgemeinen der Kern einen Mittelpunkt für Protoplasmaansammlungen abgibt, so gilt dies noch viel mehr für den sich theilenden Kern; denn seine beiden Pole, die Spindelenden, verhalten sich wie 2 Attractionscentren, um welche sich das Protoplasma aus der Umgebung anhäuft. Die Richtungsspindel kommt daher auch bei Eiern mit gröberen Dotterkörnern alsbald in eine Menge von homogenem Protoplasma zu liegen, welches um die beiden Spindelenden radiär zu zwei Strahlenfiguren angeordnet ist und aus dem Bereich des Kerns die Dotterconcremente gleichsam herausgedrängt hat. Mit dem Kern resp. mit der Spindel geräth nun diese Protoplasmaansammlung an die Eioberfläche, an den animalen Pol, an welchem bald durch einen Knospungsprocess die beiden Richtungskörperchen oder Richtungszellen hervorsprossen.

Namentlich bei den Eiern der Mollusken lässt sich gut verfolgen, wie auf diese Weise erst während der Eireife eine Protoplasmaansammlung am animalen Pole entsteht (Fig. 15, Fig. 1 u. 2). In anderen Thierstämmen wird bei Untersuchung der Reifeerscheinungen an nahrungsdotterhaltigen Eiern in Zukunft noch besonders darauf zu achten sein, in wie weit die Bildung eines animalen Poles durch das Emporsteigen des Kerns und das Hervorknospen der Richtungskörper beeinflusst wird.

---

[1]) O. Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1875.

2) Als einen zweiten Factor, welcher auf eine schärfere Sonderung des Bildungs- und Nahrungsdotters hinwirkt, führte ich den Befruchtungsact an. Sowie nämlich der Samenfaden in das Ei eingedrungen ist und der Spermakern sich mit dem Eikern verbunden hat, wird der aus der Verschmelzung neu entstandene Furchungskern zu einem in Wirksamkeit tretenden Kraftcentrum in der Zelle, um welches sich in radiärer Richtung die Plasmatheilchen gesetzmässig anordnen. Es entsteht vorübergehend eine Sonnenfigur, deren Centrum der Kern ist.

In kleinen alecithalen Eiern — um die Balfour'sche Nomenclatur zu gebrauchen — äussert sich die vom central gelegenen Kern ausgehende Kraftwirkung in der gesammten Eisubstanz in dem Maasse, dass alle Plasmatheilchen vom Centrum bis zur Kugeloberfläche radiär gerichtet werden. In Folge dessen müssen auch die passiven Dotterkörnchen im Plasma sich zu radiären Reihen zusammendrängen. (Fig. 4.)

Bei den grösseren telolecithalen Eiern wird vom befruchteten Kern nur das in seiner Umgebung gelegene Dottermaterial beeinflusst. Da nun der Kern sich stets in der Nähe des animalen protoplasmareichern Poles befindet, bewirkt er hier, wenn er durch die Befruchtung in Wirksamkeit tritt, dass in seiner Umgebung sich das Protoplasma noch mehr concentrirt, und dass die Dotterkörner aus der animalen Eihälfte zurückweichen. So nimmt, wie ein Vergleich von Fig. 1 u. 2 lehrt, bei Cymbulia die Menge des Bildungsdotters nach der Befruchtung zu und zeigt gleichzeitig auch eine veränderte scheibenförmige Anordnung. Desgleichen ist es von den Eiern vieler Knochenfische bekannt, dass erst in Folge der Befruchtung eine deutlich wahrnehmbare Keimscheibe sich bildet und schärfer vom Nahrungsdotter absetzt.

Dadurch dass der Befruchtungsvorgang, wie die angeführten Beispiele beweisen, auf die reichlichere Ansammlung des Bildungsdotters am animalen Pol einwirkt, wird er gleichzeitig auch den Unterschied im specifischen Gewicht zwischen animaler und vegetativer Eihälfte steigern. So erkläre ich es mir, dass, wie allgemein angegeben wird, die befruchteten Froscheier sich energischer und rascher drehen als die unbefruchteten [1]). So beantworte ich

[1]) Roux brachte die Froscheier mit ihrer Hülle in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewicht, um sie schwimmend zu erhalten. Er wollte erkennen, ob der Umstand, dass die befruchteten Eier sich in ein bis fünf Minuten innerhalb der Gallerthülle umdrehen, während die unbefruchteten Eier ebenso vieler Stunden dazu

zugleich eine Frage, welche Rosenbach[1]) in der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur aufwarf bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich an den Vortrag von Born anknüpfte. „Da sich die Froscheier — äusserte Rosenbach — vor der Befruchtung, wenn auch viel langsamer als nach der Befruchtung drehen, so kann an den geschilderten Vorgängen nicht die Schwerkraft den alleinigen Antheil haben, sondern es müssen in Folge der Befruchtung noch andere Vorgänge eintreten, welche jene schnellere Drehung des Eies bewirken. Es kann dies entweder dadurch geschehen, dass Flüssigkeit durch die Gallerthülle in das Ei tritt, was wohl nicht wahrscheinlich ist, oder es muss das eintretende Spermatozoon gewisse vitale Vorgänge in dem Eie hervorrufen, welche uns noch unbekannt sind."

Dass letztere Alternative die richtige ist und welcher Art die durch die Befruchtung hervorgerufenen vitalen Vorgänge sind, glaube ich hier klar gezeigt zu haben.

II. Abschnitt.

Ueber die Lage des befruchteten Kerns im thierischen Ei.

Die Lage des befruchteten Kerns ist im thierischen Ei, wie mir scheint, eine streng gesetzmässige und wird hauptsächlich durch zwei Factoren bestimmt, 1) durch die äussere Form, welche das Eimaterial angenommen hat und 2) durch die Art und Weise, wie Bildungsdotter und Nahrungsdotter in der Zelle vertheilt sind.

Fassen wir zunächst die kugelig geformten Eier in das Auge.

Bei Eiern des alecithalen Typus, welche, wie es bei den Echinodermen der Fall ist, weniger und gleichmässig vertheilten Dotter besitzen, stellt sich der Kern nach der Befruchtung genau in

---

benöthigen, in Verschiedenheiten des unbefruchteten und des befruchteten Eies beruhe. Es zeigte sich, dass jetzt befruchtete und unbefruchtete Eier sich beide innerhalb weniger Secunden drehten und fest einstellten. Es schien, dass die befruchteten Eier dabei noch ein wenig rascher, im Mittel etwa in sechs, die unbefruchteten im Mittel in zehn Secunden ihre feste Einstellung nach grösster Entfernung von der Gleichgewichtslage erreichten.

[1]) Verhandlungen der medic. Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Sitzung vom 4. April 1884 pag. 12.

das Centrum der Zelle und wird hier zum Mittelpunkt einer strahligen Anordnung des Protoplasma, welche sich bis an die Oberfläche des Eies ausdehnt. Im telolecithalen Typus dagegen nimmt der Kern niemals eine centrale Lage ein. Je mehr sich eine Sonderung in eine protoplasmareichere und in eine dotterreichere Eihälfte vollzieht, um so mehr giebt der Kern seine ursprüngliche centrale Stellung auf und wandert nach dem animalen Pole empor, also in entgegengesetzter Richtung vom Schwerpunkte, welcher an der Eiaxe nach abwärts steigt.

So findet man beim Froschei, wo die Sonderung noch weniger ausgesprochen ist, den Furchungskern stets oberhalb der Aequatorialebene, bei reifen Molluskeneiern wie bei Cymbulia liegt er ganz in der homogenen Protoplasmaansammlung des animalen Poles, bei meroblastischen Eiern hat man ihn in der Substanz der Keimscheibe, also gleichsam in der Rindenschicht der stark vergrösserten Eizelle aufzusuchen. Hier ist er in das Centrum der Scheibe wie bei den Eiern der Echinodermen in das Centrum der Kugel eingebettet.

Entsprechenden Verhältnissen begegnen wir bei oval geformten Eiern. Ist in ihnen der Nahrungsdotter gleichmässig vertheilt, so wird die Lage des Kerns durch den Mittelpunkt der die beiden Pole verbindenden Längsaxe bestimmt, wofür ich als Beispiel die Eier der Nematoden anführe. Dieses Lageverhältniss erfährt auch dann keine Aenderung, wenn der Dotter sich im Centrum ansammelt und nach aussen von einer gleichmässigen Rindenschicht homogenen Protoplasmas umhüllt wird. Auch dann bleibt der Kern im Centrum, im Nahrungsdotter, liegen, wahrscheinlich, weil keine Stelle der Rindenschicht vor der anderen durch eine reichlichere Ansammlung von Protoplasma bevorzugt ist. Die Folge ist: Eintretende Kerntheilung ohne anschliessende Zelltheilung. Dagegen wird sofort ein Lagewechsel des Kerns hervorgerufen, sowie sich der Dotter an einem Pole des ovalen Körpers concentrirt. Als Beispiel diene das Ei eines Anneliden, der Fabricia, welches in Haekels Gastraeatheorie [1]) beschrieben und abgebildet ist. Hier sehen wir den Kern auf der Längsaxe des Eies nach dem protoplasmareicheren Pole verschoben. Daher wird später die Furchung eine inaequale, in eine kleinere protoplasmatische und in eine grössere dotterreichere Zelle.

---

[1]) Haeckel, die Gastrula u. die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX.

In derartigen und ähnlichen Befunden offenbart sich uns nun ohne Zweifel ein gesetzmässiges Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma. Dasselbe glaube ich in wenigen Worten richtig zu bezeichnen, wenn ich sage: Der Kern, von welchem auf das Protoplasma Kraftwirkungen ausgehen, wie die strahlenförmige Anordnung der Plasmatheilchen um ihn lehrt, sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen.

III. Abschnitt.

Ueber das Gesetz, durch welches der Verlauf der ersten Furchungsebenen bestimmt wird.

Die im ersten und zweiten Abschnitt dargestellten Verhältnisse geben uns eine Grundlage ab für das Verständniss und die Beurtheilung der Zelltheilungen. Dieselben beginnen mit Veränderungen des Kerns. Während dieser ursprünglich ein einheitliches Kraftcentrum mit gesetzmässig bestimmter Lage vorstellt, bilden sich einige Zeit vor Beginn der Eitheilung zwei getrennte und einander entgegengesetzte Kraftcentra an ihm aus. Es geht der Kern zuerst in eine ovale, dann spindelige Gestalt über, wobei die Kraftcentra, um welche sich die Plasmatheilchen in 2 Strahlenfiguren anordnen, wie Eisenfeilspähne um die Spitzen eines Magneten, an die Pole des ovalen und die Spitzen des spindeligen Körpers zu liegen kommen.

Eine Linie, welche die beiden Kraftcentra verbindet, wollen wir als die Kernaxe bezeichnen. Sie ist wichtig, da durch sie auch die Lage der Theilungsebene bestimmt wird. Denn letztere muss erstere immer senkrecht und rechtwinklig schneiden. Es ist daher a priori richtiger, anstatt nach der Ursache für die Richtung der Theilungsebene nach der Ursache, von welcher die Stellung der Kernaxe abhängt, zu forschen, da diese die andere bedingt.

Für die Stellung der Kernaxe finde ich denselben Factor Ausschlag gebend, von welchem wir im 2ten Abschnitt schon die Lage des Furchungskerns beherrscht gesehen haben, nämlich die Form und das Massenverhältniss des im Ei gleichmässig oder ungleichmässig vertheilten Protoplasma. Ich formulire gleich den Satz, welchen ich durch Beispiele noch weiter zu erhärten haben werde, in folgender Weise:

An dem Furchungskern bilden sich die zwei vor jeder Theilung auftretenden Kraftcentra in der Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen der Zelle.

Zur Veranschaulichung und zum Beweis dieses Satzes wüsste ich kein besseres Beispiel anzuführen, als die höchst interessanten Erscheinungen, welche Auerbach[1]) an den Eiern zweier Nematoden, der Ascaris nigrovenosa und des Strongylus auricularis beobachtet hat.

Das Nematodenei hat eine ovale Gestalt, so dass zwei Pole an ihm zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine entgegengesetzte Rolle spielen. An dem einen Pole nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Richtungskörper und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterus-Ausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Spermatozoon statt, hier erscheint der Spermakern.

Beide Kerne wandern dann unter gleichmässiger Grössenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiaxe zusammenfällt, auf einander zu, treffen sich in der Mitte der Eiaxe, nachdem sie zu zwei ziemlich ansehnlichen Bläschen angewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsflächen ab. Die abgeplattete Berührungsfläche fällt anfänglich mit der Queraxe des Eies zusammen. Aber nur vorübergehend. Es erfolgt jetzt ein ausserordentlich interessantes Phänomen.

„Das Kernpaar fängt an — ich beschreibe hier mit Auerbachs eignen Worten — sich zu drehen, und zwar um eine Achse, welche, die Berührungsfläche halbirend, auf der Längsachse des Eies senkrecht und im comprimirten Ei auch auf dem Objectglase immer senkrecht steht. Die anfänglich quer liegende Berührungsfläche bildet successive einen immer kleineren Winkel mit der Längsaxe des Eies. Nach ungefähr 12 Minuten beträgt dieser Winkel 45 Grad und nach einem etwa ebenso grossen Intervall befindet sich die Berührungsstätte in der Längsaxe des Eies. Damit hat diese rotatorische Bewegung, welche eine ganz constante Erscheinung ist, ihr Ende erreicht. Die Richtung, in welcher die Drehung unter dem Mikroskope erfolgt, ist verschieden, bald im Sinne eines Uhrzeigers, bald im entgegengesetzten“.

---

[1]) L. Auerbach, Organologische Studien. Zweites Heft. Zur Characteristik u. Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

Gleich nach vollendeter Drehung strecken sich die conjugirten Kerne in der Weise, dass die Kernaxe in der Abplattungs- und Verschmelzungsfläche liegt. Dabei erscheinen mit zunehmender Deutlichkeit an den Polen der Kernaxe, welche die Attractionscentren sind, zwei Strahlenfiguren im Protoplasma. Wenn dann später die Theilung erfolgt, so schneidet die Theilungsebene rechtwinklig die Kernaxe, welche zugleich in der Richtung der Eiaxe liegt.

Was hat die Rotationsbewegung des Kernpaares zu bedeuten? Für dieselbe bietet sich nach meiner Meinung nur in folgender Weise eine befriedigende und erschöpfende Erklärung. Von der Substanz der conjugirten Kerne ist je die Hälfte für einen Tochterkern bestimmt, was nach den schönen Untersuchungen van Beneden's[1]) sich sogar bis in Einzelheiten verfolgen läst. Dies ist nur möglich, wenn das Kernpaar halbirt wird durch eine Ebene, welche ihre Berührungsfläche rechtwinklig schneidet. Folglich müssen sich an zwei opponirten Puncten der letzteren die Attractionscentren entwickeln. Nun trifft ursprünglich die Berührungsfläche des männlichen mit derjenigen des weiblichen Kerns in einer Querebene des Eies zusammen, da beide von den Eipolen aus in gerader Richtung sich entgegen gewandert sind. Folglich müssten auch die Attractionscentren des sich theilenden Kerns in die Querebene zu liegen kommen und hieraus würde sich wieder ergeben, dass auch die erste Theilungsebene das Ei der Länge nach halbiren müsste. Es würde bei dieser Stellung der Kernaxe die Durchfurchung mit der grössten Arbeit verbunden sein, da in unmittelbarer Nähe der Attractionscentren nur die kleinsten Protoplasmamengen gelegen, dagegen die an den Polen befindlichen Hauptmassen der Wirkungsphäre des Kerns mehr entrückt wären.

Ein derartiges für die Theilung denkbar ungünstiges Verhältniss wird nun dadurch abgeändert, dass nach unserer Theorie dem Protoplasma und Kern, indem sie wechselseitig auf einander einwirken, die Fähigkeit zukommt, ihr Lageverhältniss zu reguliren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des copulirten Kernpaares, welche eine für die Theilung durchaus unzweckmässige ist, ändert sich, sowie sich an ihm die 2 Attractionscentra ausbilden. Dieselben werden durch Rotation so eingestellt, dass sie in der Richtung der grössten Protoplasma-

[1]) Van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeffécondation et division cellulaire. 1883.

ansammlungen zu liegen kommen, wodurch die Kernaxe mit der Eiaxe zusammenfällt. Daher die Nothwendigkeit des von Auerbach entdeckten interessanten Rotationsphänomens. Durch dasselbe geräth die grösste Ansammlung des Protoplasma in die Nähe der beiden Wirkungssphären des Kerns, während sich in der Gegend der Theilungsebene die geringste Menge desselben befindet.

Bei ungleichartiger Vertheilung des Protoplasma und Nahrungsdotters im ovalen Eikörper, wie ich ihn oben von Fabricia beschrieben habe, ist die Kernspindel excentrisch gelagert und dem protoplasmatischen Pole genähert. In Folge dessen entstehen zwei ungleich grosse Theilproducte.

Sehen wir nun, ob dieses Princip auch in anderen Fällen den Ausschlag giebt, indem wir die Eier mit äqualer, mit inäqualer und partieller Furchung der Reihe nach untersuchen.

In kugligen Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dottermaterial und central gelagertem Kern verhalten sich alle Durchmesser gleichwerthig und würde sich daher die Kernaxe auch in jeden beliebigen Durchmesser einstellen können. Doch muss ich hier die neue Möglichkeit noch zugeben, dass die Austrittsstelle der Richtungskörper die Bildung der ersten Theilungsebene beeinflusst. Bei den Echiniden ist dies schwer festzustellen, da die Richtungskörper schon im Ovarium gebildet und bald ganz abgestossen werden. Jedenfalls aber tritt nach vollzogener Zweitheilung eine Beschränkung in den möglichen Kernstellungen ein. Weil jetzt die Theilungsproducte Halbkugeln sind und als solche kürzere und längere Durchmesser besitzen, kann die Kernaxe nur in einen der letzteren zu liegen kommen. Niemals sehen wir, dass sich der Kern mit seiner Axe senkrecht zu der planen Fläche der Halbkugel streckt, und dass die zweite Theilungsebene der ersten parallel verläuft. Ein solches Furchungsschema findet sich nirgends realisirt. Stets lagert die Kernachse horizontal zur Grundfläche der Halbkugel in einem der vielen hier möglichen Längsdurchmesser. Die zweite Theilungsebene muss daher mit Nothwendigkeit die erste rechtwinkelig schneiden. Die Theilungsstücke müssen Quadranten sein.

In den vier Quadranten endlich ist den Kernen nur eine einzige mögliche Stellung in der Richtung des einzigen Längsdurchmessers der Zelle gerade so wie in den ovalen Eiern der Nematoden angewiesen. Die im dritten Cyclus gebildeten Theilungsebenen müssen daher rechtwinklig die zwei zuerst entstandenen schneiden.

So erfolgen nach unserem Princip die einzelnen Theilungsstadien mit ihren verschiedenen so regelmässig zu einander angeordneten Ebenen aus einer inneren Nothwendigkeit ohne Zuhülfenahme von aussen einwirkender Kräfte.

Auch die Eier mit inäqualer und partieller Furchung setzen jetzt keine Schwierigkeiten einer Erklärung entgegen. Bei den inäqualen Eiern hat sich, wie oben gezeigt wurde, die active protoplasmatische Substanz, welche zugleich die specifisch leichtere ist, am animalen und oberen Pole sei es in Form einer Halbkugel oder einer Scheibe angesammelt und hat dadurch auch den Kern gezwungen, seine centrale mit einer excentrischen Lage zu vertauschen. Zwischen Kern und protoplasmatischer Scheibe findet dem Massenverhältniss entsprechend eine stärkere Wechselbeziehung statt als zwischen ihm und der im Dotter spärlicher vertheilten Plasmasubstanz. Die Stellung des Kerns, wenn er sich zur Theilung anschickt, wird daher durch die horizontal ausgebreitete Plasmascheibe bedingt. Die Kernaxe wird also jetzt nicht mehr wie bei den Eiern der Echinodermen jeden beliebigen Durchmesser der Eikugel einnehmen können, sondern sich dem animalen Pole genähert horizontal stellen. In der Horizontalebene selbst aber kann sie, wenn die Protoplasmaansammlung einer kreisrunden Scheibe entspricht, nach einem der vielen möglichen Längsdurchmesser orientirt sein. Die erste Theilungsebene kann jetzt einzig und allein eine verticale, vom animalen nach dem vegetativen Pole gerichtete sein, wobei sie mit der geocentrischen Axe zusammenfällt.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln, die aber aus einem protoplasmareicheren und einem protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt sind. Dadurch ist die Kernachse in ihrer Stellung wieder fest bestimmt. Sie muss mit der Längsaxe des protoplasmatischen Quadranten, mit welchem bei der Zelltheilung die stärkere Wechselbeziehung stattfindet, zusammenfallen, also wieder horizontal liegen. Die zweite Furchungsebene muss lothrecht stehen und die erste rechtwinkelig schneiden. Dadurch entstehen 4 durch verticale Theilungsebenen getrennte Furchungsstücke.

In einem Quadranten eines äqual sich furchenden Eies fällt die Axe des Kernes, wie wir früher gesehen haben, mit der Längsaxe des Quadranten bei der Theilung zusammen. Hieraus sowie aus dem Umstand, dass bei inäqualen Eiern die 4 Quadranten zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmatischen leichteren,

nach oben gerichteten und einen vegetativen, schwereren, nach abwärtsgekehrten, ergibt sich wieder eine genaue Orientirung der Kernaxe, sie ist der lothrechten parallel, der Kern liegt aber nicht wie bei äqualen Eiern im Mittelpunkt des Quadranten, sondern ist dem animalen Pole wegen seiner reicheren Protoplasmaansammlung genähert; die dritte Theilungsebene wird eine horizontale, fällt aber nicht mit dem Aequator der Eikugel zusammen, sondern ist nach dem animalen Pol mehr oder minder verschoben. So entsteht ein protoplasmareicheres aber kleineres und ein protoplasmaärmeres aber grösseres Theilproduct.

Auf die Verhältnisse der partiellen Furchung näher einzugehen dürfte überflüssig sein, da sie sich in der eben entwickelten Weise gleichfalls erklären lassen, wie denn die partielle Furchung auch nur eine weitere durch grössere Dotteransammlung und Sonderung veranlasste Modification der inäqualen Furchung vorstellt.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch einige Worte über die Orientirung der Furchungsebenen im Raume, welche sich nach dem Vorausgeschickten jetzt von selbst ergibt. Während bei den alecithalen Eiern die Furchungsebenen im Raume die verschiedensten Lagen einnehmen können, wie mein Versuch mit den Seeigeleiern gelehrt hat, gewinnen sie im telolecithalen Typus mit der Entstehung einer geocentrischen Axe eine genaue Orientirung in der Weise, dass die 2 ersten Furchen vertical verlaufen, die dritte Furche horizontal. Die Einstellung in der lothrechten und horizontalen wird um so genauer sein müssen, je mehr sich der Gegensatz zwischen animalem leichterem und vegetativem schwererem Pole ausgeprägt hat. Diese gesetzmässige Orientirung der Furchungsebenen, welche man einer directen Wirkung der Schwerkraft auf die Zelltheilung zugeschrieben hat, erklärt sich jetzt in einfachster Weise daraus, dass im telolecithalen Typus die active Protoplasmasubstanz am animalen Pole scheibenförmig in horizontaler Richtung ausgebreitet ist und dass schon hierdurch die Stellung der Furchungsspindel und der ersten und der folgenden Theilungsebenen regulirt ist.

IV. Abschnitt.

Erklärung der von Pflüger beobachteten abnormen Furchungs-Erscheinungen.

Jetzt setzen auch die von Pflüger beobachteten abnormen Furchungserscheinungen einer Erklärung keine Schwierigkeiten mehr entgegen.

Wenn die Froscheier in Zwangslage gebracht und so verhindert werden, im Ganzen zu rotiren, um die ihrem Schwerpunct entsprechende Lage einzunehmen, dann werden sich, wie auch Rauber an Forelleneiern direct gesehen hat, im Inneren der Kugel Umlagerungen der verschiedenen Substanztheile von geringerer und grösserer specifischer Schwere vollziehen, damit wieder eine neue Gleichgewichtslage herbeigeführt werde. Der Kern mit der sich um ihn ansammelnden protoplasmatischen Substanz wird wegen seiner geringeren specifischen Schwere immer bestrebt sein nach der höchsten Stelle des Eies hinaufzurücken in ähnlicher Weise, wie am Hühnerei die Keimscheibe sich stets nach oben lagert.

Born hat diesen Vorgang an Froscheiern, die sich in Zwangslage befanden, direct beobachtet und constatirt, dass der Kern bei Eiern, die im Theilungsstadium stehend geschnitten wurden, meist unter der höchsten Stelle des Eies liegt. Doch weiche ich in der Erklärung insofern von ihm ab, als er für die Veränderungen nur den Kern wegen seiner geringeren specifischen Schwere verantwortlich macht, während nach meiner Meinung auch das Protoplasma dabei eine Rolle spielt und zwar in der Weise, dass zwischen ihm und dem Kern Wechselwirkungen stattfinden. Zum Beleg meiner Ansicht weise ich noch einmal darauf hin, dass an protoplasmatischen alecithalen Eiern der befruchtete Kern weit entfernt davon eine oberflächliche Lage einzunehmen, sogar nach dem Centrum der Zelle hinwandert und sich hier einstellt.

Bei dieser Erklärung könnte es auffallend erscheinen, dass sich die unter abnorme Bedingungen gebrachten Froscheier äusserlich so wenig verändern. Warum findet, kann man fragen, nicht auch eine andere Anordnung der pigmentirten Rindenschicht in der Weise statt, dass sie nach aufwärts steigt?

Auch hier muss ich auf den schon früher einmal erörterten Punkt aufmerksam machen, dass es sich in den Erscheinungen, welche Gegenstand dieses Aufsatzes bilden, nicht bloss um einfache mechanische Verhältnisse, um eine Anordnung verschieden

schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht handelt, sondern dass hierbei auch andere auf die Organisation einwirkende Factoren zu berücksichtigen sind. Wie ich schon in den vorhergehenden Capiteln den einen Punkt betont habe, dass zwar die Keimscheibe und überhaupt die animale Hälfte aller telolecithalen Eier der specifischen Schwere folgend sich nach oben richte, dass aber die Sonderung einer protoplasmareicheren leichteren von einer dotterreicheren schwereren Schicht von der Bildung der Richtungskörper und vom Befruchtungsact beeinflusst werden, so muss ich auch hier wieder darauf hinweisen, dass bei den in Zwangslage gebrachten Eiern die Umlagerung der Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht unter dem Einfluss der Befruchtung und der Zelltheilung vor sich geht.

Nach dem Befruchtungsact und während der Theilung ist eben der Kern ein Kraftcentrum, welches umordnend auf die Plasmatheile der weiteren und ferneren Umgebung einwirkt. Die Plasmasubstanzen sind daher zwischen den Dotterplättchen in Bewegung begriffen. Dies wird es begünstigen, dass Kern und benachbartes Protoplasma auch eine ihrer specifischen Schwere entsprechende Stellung dem Dotter gegenüber einnehmen, während entferntere Partieen des Eimateriales ihre ursprüngliche Anordnung mit grösserer Zähigkeit beibehalten.

Organische Processe so complicirter Natur bedürfen, um sich abspielen zu können, eines gewissen Zeitmaasses. Pflüger hat bei seinen Versuchen festgestellt, dass die Zeit, während welcher die Schwere in einer bestimmten Richtung auf den Zellinhalt einwirkt, auf das Endresultat von wesentlichster Bedeutung ist. Die Schwere wirkt nicht nur in den Momenten, wo sich die Zelltheilungen vollziehen, sondern sie beeinflusst continuirlich die Organisation, so dass die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat. Pflüger führt zum Beweis folgendes Beispiel an: Wenn man einige Minuten vor Eintritt der zweiten Furchung das Ei verlagert, so dass die Furchungsaxe jetzt irgend einen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft macht, so tritt die zweite Furchung genau so ein, als ob das Ei keine Veränderung seiner Lage erfahren hätte. Dann kann die Ebene der 2. Furchung jeden beliebigen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft machen. „Hieraus folgt, dass die Arbeit, welche die Schwere in der Zeit von 2 Stunden im Ei verrichtet hat, nicht mehr beseitigt werden kann, dadurch, dass man dieselbe

Kraft nach Ablauf der 2 Stunden im anderen Sinne auf kurze Zeit wirken lässt." Nach unserer Erklärung kann in der kurzen Zeit Kern und Protoplasma keine den veränderten Verhältnissen entsprechende neue Stellung gewinnen.

In derselben Weise erklärt sich auch der Versuch von Roux. Wenn man befruchtete Froscheier in einen langsam rotirenden Centrifugalapparat bringt, wodurch der Schwerpunkt derselben ständig verlagert wird, so bildet sich die erste Furchungsebene wie bei normal sich entwickelnden Eiern. Bei wechselnder Einwirkung der Schwere können die verschiedenen Eisubstanzen keine neue Anordnung eingehen, daher behalten sie die ursprüngliche bei und entwickeln sich dementsprechend. Wird dagegen der Centrifugalapparat so rasch rotirt, dass die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft aufgehoben und übercompensirt wird, dann stellen sich wie Roux und Rauber übereinstimmend gezeigt haben, die Eier mit dem vegetativen Pol centrifugal ein, d. h. bei continuirlicher Einwirkung der Centrifugalkraft haben die Eisubstanzen Zeit sich während der Entwicklung ihrer specifischen Schwere gemäss, der Dotter centrifugal, Protoplasma und Kern centripetal umzulagern.

Zum Beweis für die Richtigheit seiner Theorie, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Theilungsebene ausübe, führt Pflüger auch aus dem botanischen Gebiete Beobachtungen von Leitgeb[1]) und Sadebeck[2]) über die Entwicklung von Marsilia an. Wurden die Sporen derselben in eine Lage gebracht, dass ihre Längsaxe mit der Horizontalen zusammenfiel, so zeigte sich eine Einwirkung der Schwerkraft ganz deutlich in der Weise, dass die erste Scheidewand oder die Basalwand unter allen Umständen horizontal war, also auf der Richtung der Schwerkraft senkrecht stand. Dann entwickelte sich die Wurzel stets aus der Erdwärts gekehrten Hälfte.

Auf eine Erklärung dieser Erscheinung kann ich, da mir eigene Erfahrungen fehlen, nicht eingehen. Auf jeden Fall aber können wir aus den Angaben der Botaniker schliessen, dass wir es hier nur mit einem speciellen Fall indirecter Einwirkung der

---

[1]) Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathemat. naturw. Classe. Bd. LXXVII 1878.

[2]) Sadebeck, Handbuch der Botanik, herausgegeben von Schenk 1881 pag. 210. Die Originalabhandlung stammt aus dem Jahre 1879.

Schwerkraft, nicht mit einem allgemeinen Gesetz, demzufolge die Schwerkraft auf die Zelltheilung einwirkt, zu thun haben. So bemerkt Leitgeb, dass auch bei Aufhebung der Schwerkraft die Sporen von Marsilia sich theilen und dass dann horizontal fixirte Sporen bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe ihren Cotyledo nach verschiedenen Richtungen orientirt zeigen, gerade so wie in den von Roux an Froscheiern angestellten Versuchen. Nicht zu vergessen ist endlich die Stellung, welche Leitgeb selbst zu der uns hier beschäftigenden Frage in der ein Jahr später erschienenen Arbeit [1]) über Entwicklung der Farne einnimmt.

Einerseits opponirt er gegen zu weit gezogene Folgerungen Sadebecks hinsichtlich der Rolle, welche die Schwerkraft bei der Entwicklung der Farne spielen solle; andererseits sucht er durch genaues Studium der Polypodiaceen, einer Familie der Farne, den empirischen Beweis zu führen, „dass die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen nur durch seine Lage im Prothallium und Archegon bestimmt werde und von der Schwerkraft durchaus unabhängig sei." „Wenn nämlich das Prothallium mit seiner Längsaxe vertical steht, so liegen die beiden Theilungshälften des Embryo **über** einander, bei horizontaler Prothalliumlage aber **neben** einander." „Die mitgetheilten Beobachtungen" heisst es weiter im Schlusspassus der Abhandlung von Leitgeb", zeigen unwiderleglich, dass eine Beeinflussung der Organanlage am Embryo durch die Schwerkraft nicht stattfindet. Auch Sporenaussaaten, welche bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe und in gleicher Weise bei rascher Rotation gezogen wurden und die es bis zur Embryobildung gebracht hatten, ergaben keine anderen Resultate; in allen Fällen war die Lage der Organe gegen einander und in Bezug auf das Prothallium (und Archegon) durchaus normal."

---

[1]) Leitgeb, Studien über Entwicklung der Farne. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissens. zu Wien. (Mathemat. naturw. Classe Bd. LXXX 1879.

V. Abschnitt.

Zusammenfassung der Resultate.

Wenn wir jetzt zum Schluss das zusammengestellte Beobachtungsmaterial vergleichend überblicken, dann müssen wir die Frage, welche für uns den Ausgangspunkt gebildet hat, welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen aus, in einem entgegengesetzten Sinne beantworten, als es von Pflüger und Rauber geschehen ist. — An sich übt die Schwerkraft keinen directen Einfluss auf die Theilung der Zellen aus. Ebenso wenig beherrscht sie nach einem allgemeineren noch unbekannten Gesetz die Organisation. Die erste Theilungsebene kann bei den äqualen Eiern der Echiniden die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe zeigen; daher nimmt die Entwicklung der Froscheier, wie Roux gezeigt hat, ungehindert auch dann ihren Fortgang, wenn die localisirte Wirkung der Schwere durch die langsame Umdrehung der Eier aufgehoben wird.

Bei gleichmässiger Beschaffenheit der Zellsubstanz sucht der Kern eine centrale Lage einzunehmen; setzt sich dagegen die Zelle aus einer dotterreicheren und einer protoplasmareicheren Partie zusammen, so ändert der Kern insofern seine Stellung als er mehr in das Bereich der protoplasmareicheren Partie rückt.

Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen hängt in erster Linie von der Organisation der Zellen selbst ab; sie wird direct bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers.

So kann in einer Protoplasmakugel, wenn sie sich zur Theilung anschickt, die Axe des central gelagerten Kerns in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in den längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernaxe parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Aus diesen in der Organisation der Zelle selbst gegebenen Factoren allein lässt sich die Richtung und gesetzmässige Auf-

einanderfolge der ersten Furchungsebenen bei sich theilenden Eiern bestimmen.

In vielen Fällen übt hierbei die Schwere einen indirecten Einfluss auf die Orientirung der Furchungsebenen im Raum aus, nämlich überall da, wo sich in einer Zelle Substanzen von verschiedener specifischer Schwere von einander gesondert und in einer schwereren und leichteren Schicht über einander angeordnet haben. Bei vielen Eiern wird eine derartige Anordnung bei der Reife, in Folge der Bildung der Richtungskörper und in Folge des Befruchtungsprocesses, herbeigeführt. Das Ei erhält dann eine bestimmte Axe mit animalem und vegetativem Pole, eine Axe, welche durch die Schwere lothrecht gerichtet werden muss. Dadurch aber muss auch die erste Furchungsebene nothwendiger Weise lothrecht stehen. Denn bei den geocentrisch differenzirten Eiern ist die leichtere protoplasmatische Substanz als Halbkugel oder Scheibe am animalen Pole der Eiaxe angehäuft und liegt horizontal ausgebreitet der Dotterhälfte auf. In der horizontalen Keimscheibe aber muss nach dem oben formulirten Gesetz auch die Kernaxe sich horizontal einstellen, die Furchungsebene daher eine verticale werden. In allen diesen Fällen wirkt die Schwerkraft nur insofern und gleichsam indirect ein, als bei Eiern mit animalem und vegetativem Pole die Eiaxe unter ihrem Einfluss lothrecht gerichtet wird.

Ferner findet bei polar differenzirten Eiern, wenn sie in eine von der Norm abweichende Zwangslage gebracht werden, unter dem Einfluss der Schwere, sowie unter dem Einfluss der bei der Befruchtung und Zelltheilung sich abspielenden inneren Vorgänge, eine theilweise Umlagerung der Substanzen von verschiedener Schwere und Dignität statt.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Ei von Cymbulia Peronii vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers mit Spindel. Copie aus Fol. Etudes sur le développement des Mollusques. Paris 1875. Taf. VIII. Fig. 1.

Fig. 2. Ei von Cymbulia Peronii mit befruchtetem Eikern. Copie nach Fol. l. c. Taf. VIII. Fig. 3.

Fig. 3. Ei von Cymbulia Peronii vor der Zweitheilung. Copie nach Fol. l. c. Fig. 5.

Fig. 4. Ei eines Seeigels mit befruchtetem Kern.

Fig. 5. Ei eines Seeigels auf dem Stadium vor der Zweitheilung.

Fig. 6. Ei von Fabricia. Copie nach Haeckel. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Taf. XXIV. Fig. 92. Jenaische Zeitschrift Bd. IX. 1875.

Fig. 7. Ei von Fabricia. Zweigetheilt nach Haeckel. l. c. Taf. XXIV. Fig. 93.

Fig. 8—11. Eier von Ascaris nigrovenosa im Moment der Befruchtung. Copie nach Auerbach. Organologische Studien. 2tes Heft.

Fig. 12. Centrolecithales Ei. Schema.

Fig. 13. Centrolecithales Ei mit Keimblastem.

Fig. 14. Ei der Tellerschnecke in Zweitheilung. Nach Rabl. Entwicklung der Tellerschnecke. Taf. XXXII. Fig. 2. Morphol. Jahrbuch. Bd. V.

Fig. 15. Ei der Tellerschnecke in Bildung des zweiten Richtungskörpers begriffen. Nach Rabl l. c. Taf. XXXII. Fig. 1.

Fig. 16. Seeigeleier in Furchung.

Fig. 17. Aequales Ei vor der Viertheilung.

Fig. 18. Ei mit äqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 19. Meroblastisches Ei in Zweitheilung.

Fig. 20. Ei mit inäqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 21. Ei mit inäqualer Furchung vor der Achttheilung.

Anmerkung. Die Figuren 1, 2, 3, 14 und 15 sollen als Schemata dienen und sind daher mit den entsprechenden Kernmodifikationen versehen worden.

Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe.

Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie.

Von

Ernst Haeckel.

I. Phylogenetische und tectogenetische Theorien.

Die vergleichende Entwickelungsgeschichte der Thiere hat sich während des letzten Decenniums zu so hoher Bedeutung emporgeschwungen, dass sie jetzt bereits als einer der wichtigsten Theile der wissenschaftlichen Zoologie erscheint. Dieser erfreuliche Aufschwung ist einerseits ihrem quantitativen Wachsthum zu verdanken, andrerseits ihrer qualitativen Vervollkommnung. In erster Beziehung ist vor Allem fruchtbar und bedeutungsvoll geworden die Ausdehnung der ontogenetischen Forschung auf alle Gebiete des Thierreichs und ganz besonders auf die verschiedenen Abtheilungen der niederen Thiere; ihre gründliche und vielseitige Erforschung hat uns zu einer Reihe von wichtigen Erkenntnissen geführt, zu welchen wir durch die Beschränkung auf die Keimesgeschichte der höheren, früher fast ausschliesslich untersuchten Thiere niemals gelangt wären. Als lehrreiches Beispiel braucht bloss der Amphioxus genannt zu werden; dieses niederste Wirbelthier hat uns durch die Aufdeckung seiner palingenetischen Keimung mit einem Schatze von neuen Wahrheiten beschenkt, welche für die Einsicht in die Stammesgeschichte der Wirbelthiere und somit auch unsres eigenen Geschlechts von höchster Bedeutung sind; nimmermehr hätten wir den Weg zu diesen Wahrheiten gefunden, wenn wir uns in hergebrachter Weise auf die Untersuchung der cenogenetischen, stark modificirten Keimesgeschichte des Hühnchens beschränkt hätten, — das älteste und beliebteste, für viele Embryologen leider auch heute noch das wichtigste Object ontogenetischer Beobachtung.

Ein anderer Fortschritt unserer Wissenschaft wurde dadurch herbeigeführt, dass neben der älteren, ursprünglich fast allein die Embryologen beschäftigenden Ontogenie der Organe allmählich auch diejenige der Gewebe in den Vordergrund trat. Mit dem gelieferten Nachweise, dass das Thier-Ei überall eine einfache Zelle und die Furchung desselben eine Form der Zellspaltung (— bald Theilung, bald Knospung —) sei, erlangte naturgemäss die Frage vom Ursprung der Gewebe aus diesen „Furchungszellen" die Bedeutung eines fundamentalen Problems. Nicht allein die Frage nach den „Primitiv-Organen", sondern auch diejenige nach den „Primitiv-Geweben", sowie nach dem Verhältniss beider zu einander, ferner die Entstehung der verschiedenen Gewebe aus letzteren, wurde daher besonders in den letzten Jahren discutirt.

Während so das quantitative Wachsthum der vergleichenden Entwicklungsgeschichte durch die Ausdehnung der ontogenetischen Beobachtungen mächtig gefördert wurde, geschah gleichzeitig ein noch bedeutenderer Fortschritt durch die qualitative Vervollkommnung ihrer Forschungs-Methoden. Durch die Ausbildung des Mikrotoms und die Anwendung einer raffinirten Tinctions-Technik, durch die Vervollkommnung der mikroskopischen Hilfsmittel und die Erfindung einer Anzahl anderer technischer Praeparationsarten wurde es möglich, in viele dunkle und schwer zugängliche, früher ganz unbekannte Verhältnisse einzudringen; insbesondere wurde durch Herstellung successiver Schnitt-Serien eine Vollständigkeit der ontogenetischen Beobachtung erreicht, die früher für unmöglich galt [1]).

Wichtiger jedoch als diese bewunderungswürdigen Fortschritte der empirischen Untersuchungs-Methoden, ist nach unserer Ueberzeugung für die Entwickelungsgeschichte die Ausbildung ihrer philosophischen Methode geworden, die Aufstellung bestimmter Theorien, welche in dem Chaos zahlloser und verwickelter Einzel-Beobachtungen das einheitliche bestimmende Gesetz zu entdecken suchen, und welche nach Erkenntniss der wahren Ursachen für die mannigfaltigen durch empirische Beobachtung ermittelten

---

[1]) Bei aller Anerkennung der Fortschritte, welche wir den „Schnitt-Serien" verdanken, möchten wir es doch für nothwendig erklären, dass der Anfertigung derselben eine vollständige, vergleichend-anatomische Kenntniss des ganzen betreffenden Thieres vorausgehe; bei sehr vielen (— besonders jüngeren —) Embryotomen der neueren Zeit ist dies bekanntlich nicht der Fall; daher so viele Widersprüche und Missverständnisse.

Thatsachen streben. Die verschiedenen Versuche, welche nach dieser Richtung hin während der letzten beiden Decennien unternommen wurden, lassen sich sämmtlich in zwei entgegengesetzte Hauptgruppen bringen, welche wir kurz als die phylogenetische und die tectogenetische bezeichnen wollen.

Die phylogenetische Methode verzichtet darauf, die ontogenetischen Phaenomene aus sich selbst zu erklären, sondern glaubt deren causale Erklärung ganz oder doch grösstentheils in phylogenetischen Processen zu finden; d. h. sie nimmt einen direkten Causal-Nexus an zwischen den Keimungsvorgängen am Embryo und entsprechenden historischen Processen in der Ahnenreihe der betreffenden Thierarten. Ihren präcisesten Ausdruck findet diese Vorstellungsweise in unserem biogenetischen Grundgesetze: ein Theil der ontogenetischen Processe ist danach palingenetisch und beruht auf Vererbung von einer Reihe verschiedenartiger Vorfahren; der andere Theil hingegen ist cenogenetisch und durch Anpassung an besondere Bedingungen der embryonalen Entwickelung verursacht. Gleichviel, wie man diese Vorstellung sonst noch formuliren mag, so bleibt ihr wesentlicher Grundgedanke der ursächliche Zusammenhang zwischen Keimes- und Stammes-Entwickelung; sie ruht auf dem Fundamente der Descendenz-Theorie[1]).

Die tektogenetische Methode nimmt im Princip einen völlig entgegengesetzten Standpunkt ein, indem sie die ontogenetischen Erscheinungen aus sich selbst erklären will, unabhängig von allen phylogenetischen Processen[2]). Sie leugnet jeden direkten Causal-Nexus zwischen Keimes- und Stammesgeschichte, und steht zur Descendenz-Theorie entweder in offenem Widerspruch, oder sie macht mindestens von ihr keinerlei Gebrauch. Die Phänomene der Vererbung und Anpassung werden von ihr entweder als unlösbare Räthsel betrachtet, oder doch nicht als Ursachen der Keimungsverhältnisse zugelassen; mithin ist auch die Unterscheidung der Palingenie und Cenogenie für sie ohne alle Bedeutung;

[1]) Phylogenetische Methoden sind alle diejenigen, welche zwischen Keimes- und Stammes-Entwickelung einen directen, durch Vererbung bedingten Zusammenhang annehmen. Vgl. die treffliche Rede von Eduard Strasburger: „Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen". Jena. Zeitschr. 1874, Bd. VIII, p. 56—80.

[2]) Tektogenetische Methoden, im principiellen Gegensatze zu den phylogenetischen, nennen wir alle diejenigen Methoden in der Entwickelungsgeschichte, welche die Ontogenie „aus sich selbst", — ohne jede causale Beziehung zur Phylogenie — erklären wollen.

beide Begriffe sind leere Worte. Statt dessen sucht die tektogenetische Theorie die Ursachen der embryologischen Vorgänge entweder in grob-mechanischen Veränderungen des Keimes selbst (z. B. ungleichen Spannungs-Verhältnissen elastischer Platten und Röhren) oder in einem „grossen unbekannten inneren Entwickelungsgesetz", mit anderen Worten in einer „ontogenetischen Lebenskraft".

Der vollständige Widerspruch, der zwischen den beiden entgegengesetzten Entwickelungs-Theorien, der phylogenetischen und der tektogenetischen besteht, und der von Jahr zu Jahr unversöhnlicher hervortrat, hat im Laufe der letzten beiden Decennien zu einer Reihe von lebhaften Kämpfen geführt. Jedenfalls haben diese das Gute gehabt, die principiellen Standpunkte auf beiden Seiten wesentlich zu klären und immer einleuchtender die entscheidende Alternative zwischen beiden in den Vordergrund zu stellen. So ist denn gegenwärtig jeder Embryologe, der sich nicht bloss mit descriptiver Ontogenie begnügt, sondern die wahren Ursachen der von ihm beobachteten Keimungs-Vorgänge zu erkennen strebt, zunächst zur Entscheidung der principiellen Vorfrage genöthigt: „Sind diese ontogenetischen Processe phylogenetisch oder tektogenetisch zu erklären? Haben sie eine causale, durch Vererbung bedingte Beziehung zu entsprechenden Vorgängen in der Stammesgeschichte, oder besitzen sie diese nicht?

Die phylogenetische Methode in der „vergleichenden Entwickelungsgeschichte" konnte natürlich erst wirksam angewendet werden, nachdem Darwin 1859 durch seine Reform der Descendenz-Theorie die Biologie zum wahren Verständniss des Entwickelungs-Begriffes selbst geführt hatte. Indessen hat bekanntlich schon die ältere Natur-Philosophie zu Anfang des Jahrhunderts einen directen Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie angenommen — freilich in einer Formulirung, die wenig befriedigen konnte. Immerhin wurde von den Häuptern jener Schule dieser Causal-Nexus mehr oder weniger bestimmt anerkannt. Nachdem Darwin im XIII. Capitel des *„Origin of Species"* denselben aufs Neue zur Geltung gebracht, hat vor Allen Fritz Müller in seiner berühmten Schrift „Für Darwin" (1864) jenen Gedanken praktisch verwerthet und an dem lehrreichen Beispiel der Crustaceen einleuchtend gezeigt, welche wichtigen phylogenetischen Schlüsse sich aus der Vergleichung der ontogenetischen Thatsachen ziehen lassen, und wie die letzteren umgekehrt wieder in den ersteren ihre Erklärung finden. In meiner „Generellen Morphologie" wurde

sodann 1866 der erste Versuch unternommen, Ontogenie und Phylogenie als zwei coordinirte und gleichberechtigte Hauptzweige der organischen Entwickelungsgeschichte neben einander zu stellen und ihren engen Causal-Nexus durch die von mir aufgestellten Gesetze der Vererbung und Anpassung näher zu erläutern. Die Unterscheidung der Palingenie und Cenogenie führte mich weiter zu einer schärferen Fassung meines „biogenetischen Grundgesetzes". Dasselbe ist näher erläutert im zweiten Hefte der „Studien zur Gastraea-Theorie", deren allgemeinste Grundsätze bereits vor 12 Jahren, im ersten Bande meiner „Monographie der Kalkschwämme" erschienen [1]). Die Anschauungen, welche ich daselbst über „die Keimblätter-Theorie und den Stammbaum des Thierreichs" aufstellte (l. c. p. 464), entwickelte ich weiter in einer Reihe von Abhandlungen, welche in den Jahren 1873—1877 in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft veröffentlicht wurden [2]) und welche sodann gesammelt 1877 in den „Studien zur Gastraea-Theorie" erschienen. Eine kurze Zusammenfassung dieser ausführlichen Erörterungen in gedrängterer und mehr allgemein-verständlicher Form gab ich im ersten und achten Vortrage meiner Anthropogenie (I. Aufl. 1874; III. Aufl. 1877). Die hier niedergelegten Anschauungen über die Homologie der Keimblätter, die phylogenetische Classification des Thierreichs, das Verhältniss der Palingenie zur Cenogenie, die verschiedenen Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung u. s. w. fanden zwar anfangs wenig Beifall und enthielten natürlich — wie alle solche weitgreifenden Generalisationen — viele Irrthümer im Einzelnen; allein im Grossen und Ganzen gewannen sie doch mehr und mehr Anerkennung, und ich darf heute — nach vielen und lebhaften Kämpfen — wohl mit Genugthuung darauf hinweisen, dass die wichtigsten Principien der vergleichenden Entwickelungsgeschichte in der von mir behaupteten Richtung jetzt von der grossen Mehrzahl der betreffenden Forscher weiter verfolgt werden, und dass vor Allem die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Thatsachen fast allgemein anerkannt wird.

Eine sehr dankenswerthe Unterstützung und Bestätigung erhielt meine Gastraea-Theorie durch den englischen Zoologen E.

---

[1]) E. Haeckel, Philosophie der Kalkschwämme, 1872 (I. Band der Monographie der Calcispongien, p. 450—484); „das biogenetische Grundgesetz" p. 471.

[2]) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. VII, p. 555—560; Bd. VIII, p. 1—55; Bd. IX, p. 402—508; Bd. XI, p. 1—98.

Ray-Lankester, der gleichzeitig und unabhängig von mir sich mit denselben Problemen beschäftigte und nur wenig später (1873) die ersten Grundzüge seiner phylogenetischen Theorie veröffentlichte [1]); 1877 gab derselbe eine ausführliche Anwendung derselben auf die Classification des Thierreichs [2]).

Die wichtigste Lücke und das schwierigste Problem, welches ich in meiner Gastraea-Theorie und in den daran geknüpften Erörterungen noch offen gelassen hatte, betraf die Entwickelung der Leibeshöhle und des mittleren Keimblattes; diese wurde in der erwünschtesten Weise ausgefüllt durch die Coelomtheorie der Brüder Oscar und Richard Hertwig, welche das vierte Heft ihrer interessanten „Studien zur Blättertheorie" bildet [3]). Nachdem dieselben schon vorher in ihren Untersuchungen über die Entwicklung der Actinien, der Chaetognathen, der Ctenophoren und der Insecten eine Reihe von wichtigen Beiträgen zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte geliefert hatten, gelang es ihnen in der „Ceolomtheorie", durch umfassende vergleichende Untersuchung der Ontogenie einerseits, durch gedankenreiche logische Beziehung derselben auf die Phylogenie andererseits eine Anzahl der dunkelsten noch offenen Fragen glücklich zu beantworten; sie lieferten damit den Beweis, wie fruchtbar das biogenetische Grundgesetz als heuristisches Princip sich auch bei Lösung der schwierigsten Entwickelungsprobleme bewährt. Einen weiteren Beweis dafür geben die Untersuchungen von Oscar Hertwig über „die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere" [4]).

Mit Bezug auf die principiellen Hauptprobleme der vergleichenden Entwickelungsgeschichte gelangten die Gebrüder Hertwig in ihrer Coelomtheorie bedeutend weiter, als der verdienstvolle englische, der Wissenschaft durch allzufrühen Tod entrissene Naturforscher Francis Balfour, welcher 1879 in seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie" den ersten Versuch unternahm, die bunte Masse der umfangreichen, in den letzten Decennien mächtig gewachsenen embryologischen Litteratur übersichtlich zusammenzustellen und vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus

---

1) Ray-Lankester, On the primitive cell-layers of the embryo. Ann. and Mag. N. Hist. 1873. Vol. XI, p. 321—338.

2) Ray-Lankester, Notes on embryology and classification. Quart. I. micr. sc. Vol. XVII. 1877.

3) Oscar und Richard Hertwig, Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena, 1881.

4) Jenaische Zeitschrift für Naturw. 1882, XV, p. 286.

zu beleuchten. So grosse Anerkennung auch dieser schwierige erste Versuch als solcher verdient, so ist doch nicht zu leugnen, dass die kritische „Vergleichung" in demselben im Ganzen sehr mangelhaft ausfällt. Das liegt einerseits daran, dass BALFOUR viel zu wenig die palingenetischen und cenogenetischen Processe auseinander hielt, andererseits daran, dass er viel zu sehr die Resultate der vergleichenden Anatomie aus den Augen liess. Dieses letztere Verfahren werden ihm allerdings gerade diejenigen Embryologen zum besondern Verdienste anrechnen, die (wie z. B. GÖTTE) überhaupt die vergleichende Anatomie vom Aufbau der Phylogenie ausschliessen wollen, und die Ontogenie allein als massgebend betrachten. Ich habe meine entgegengesetzte Ansicht in der Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" (1875) ausführlich begründet, und bin auch heute noch der Ueberzeugung, dass wir nur durch das Zusammenwirken der vergleichenden Anatomie und Ontogenie zu einer naturgemässen Behandlung der Phylogenie gelangen werden. Das grundlegende Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von GEGENBAUR, die erste vollständige Anwendung der phylogenetischen Methode auf diese Wissenschaft, zeigt uns, wie viele wichtige Probleme der Phylogenie nur mit Hülfe jener morphologischen Disciplin zu lösen sind, und zwar besonders solche, in denen uns die Ontogenie (in Folge cenogenetischer Veränderungen) keine oder nur mangelhafte Auskunft giebt. Vergleicht man HERTWIG's Coelomtheorie mit den entsprechenden Abschnitten in BALFOUR's vergleichender Embryologie, so erkennt man deutlich das Uebergewicht der ersteren, dadurch bedingt, dass sie nicht bloss die Ontogenie, sondern in gleichem Maasse auch die vergleichende Anatomie für ihre phylogenetische Beurtheilung der Entwickelungs-Processe zu Rathe ziehen.

Die tektogenetische Theorie, welche die Berechtigung der phylogenetischen Theorie bestreitet und die ontogenetischen Phaenomene aus sich selbst, ohne Beziehung zur Phylogenie, erklären will, hat ihren bedeutendsten und energischsten Vertreter in WILHELM HIS gefunden. Dieser Anatom ging, wie so viele Andere vor ihm, zunächst ausschliesslich von der Keimesgeschichte des Hühnchens aus, demselben schwierigen und gefährlichen Object, welches seit Beginn der embryologischen Forschungen das beliebteste, weil anscheinend bequemste Paradigma war, und welches doch — vermöge seiner starken cenogenetischen Ab-

änderungen — unter allen Wirbelthieren mit am wenigsten geeignet ist, zu einer klaren Erkenntniss der massgebenden palingenetischen Vorgänge zu gelangen. Indem His die Keimscheibe des bebrüteten Hühnereies auf das Genaueste — mit Hülfe von Massstab und Lineal — untersuchte und deren Veränderungen womöglich in mathematische Formeln zu bringen suchte, gelangte er zu der Ueberzeugung, dass die ganze individuelle Entwickelung des Thierkörpers durch verhältnissmässig sehr einfache mechanische Momente bedingt werde (Spannungen von elastischen Platten in Folge wechselnder Wachsthumsgrössen gewisser Theile, Faltungen derselben in Folge von mechanischen Widerständen u. s. w.). Diese „mechanischen Kräfte" stehen unter der Herrschaft „eines verhältnissmässig einfachen Wachsthumsgesetzes, welches das einzig Wesentliche bei der Entwickelung ist". Indem His die am Vogelei gewonnenen Anschauungen ohne Weiteres auf die anderen Wirbelthiere überträgt, stellt er den Satz auf, dass die ganze Mechanik der Embryogestaltung auf ein einfaches Problem zurückzuführen ist, auf das „Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich ausdehnenden elastischen Platte". Diesen Grundsatz suchte er mit einem grossen Aufwande von mathematisch-physikalischen Formeln näher zu begründen in seinen umfangreichen „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes" (1868). In mehr populärer Form erläuterte er jenes Princip in der Schrift über „Unsere Körperform" (1875). Für seinen principiellen Standpunkt ist aber besonders bezeichnend die Rede „über die Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die Auffassung der organischen Natur" (1870).

Die tektologischen Theorien, die His in diesen Schriften entwickelt, zerfallen in zwei verschiedene Gruppen, welche in keinem inneren Zusammenhange stehen, und die wir kurz als die „Parablastentheorie" und die „Sartricaltheorie" bezeichnen wollen. Beide werden zunächst für die Wirbelthiergruppe geltend gemacht, im Princip aber auf das ganze Thierreich ausgedehnt. Die „Parablastentheorie", die wir in ihrem heutigen Gewande im nächsten Abschnitte näher betrachten wollen, läuft im Grunde auf eine „Symbiose der Wirbelthiere" hinaus. Die Sartricaltheorie hingegen behandelt jenes grosse unbekannte „Wachsthumsgesetz", welches das einzig Wesentliche bei der embryonalen Entwickelung sein soll. Ueber die eigentliche Natur desselben erfahren wir leider gar nichts; dagegen wird es an mehreren Beispielen drastisch

erläutert, welche ich als die „Briefcouverttheorie", die „Höllenlappentheorie" u. s. w. im 24sten Vortrage meiner „Anthropogenie" vom phylogenetischen Standpunkte aus beleuchtet habe (III. Aufl. 1877, p. 53, 655). Eine ausführlichere Kritik derselben habe ich 1875 in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte" gegeben [1]).

Die Aufnahme, welche die tektogenetischen Theorien von His unter den Embryologen fanden, war von Anfang an sehr verschieden. Viele bewunderten darin den Beginn einer neuen Aera der Entwickelungsgeschichte, die jetzt als „exacte Naturwissenschaft" mechanisch erklärt und mathematisch begründet werde. Vor Allen waren davou viele Physiologen entzückt, um so mehr als His selbst mit besonderem Nachdruck den „physiologischen" Character seiner „mechanischen" Entwickelungs-Theorie hervorhob [2]). Da die Mehrzahl der heutigen Physiologen mit der vergleichenden Entwickelungsgeschichte unbekannt ist, erscheint jener Beifall sehr begreiflich; leider müssen wir nur hinzufügen, dass er auf einem grossen Irrthum beruht. Denn alle jene „mechanischen" Erklärungs-Versuche von His, sammt den schönen dazu verwendeten mathematischen Formeln, passen auf

[1]) Sartricaltheorie oder „ontogenetische Schneidertheorie" wird der ganze Complex „*mechanischer*" Entwickelungstheorien von His schon seit längerer Zeit in morphologischen Kreisen deshalb genannt, weil „in seiner Vorstellung die bildende Mutter Natur weiter nichts als eine geschickte Kleidermacherin ist. Durch verschiedenartiges Zuschneiden der Keimblätter, Krümmen und Falten, Zerren und Spalten derselben gelingt es der genialen Schneiderin (— *Sartrix natura* —) leicht, alle die mannichfaltigen Formen der Thierarten durch *Entwickelung* zu Stande zu bringen". (Anthropogenie, III. Aufl. 1877, p. 655).

[2]) Da His (— der Leipziger Anatom! —) auch noch in seiner neuesten bezüglichen Schrift („Parablast", 1882, l. c. p. 89) die physiologische Tendenz seiner „mechanischen Entwickelungstheorie" betont und sie den „morphologischen Gesichtspunkten" der bisherigen Embryologie gegenüberstellt, möchten wir uns doch den Hinweis erlauben, dass eine wirkliche, exact-physiologische (d. h. chemisch-physikalische) Erklärung der morphologischen Entwicklungsphänomene bisher von ihm so wenig als von irgend einem anderen Embryologen gegeben worden. Es ist aber sehr charakteristisch für His, dass er die menschliche Anatomie, d. h. eine rein morphologische Wissenschaft, seit langer Zeit an einer der grössten deutschen Universitäten vertritt und sich dabei beständig bemüht, sie als Magd in den Dienst der Physiologie zu stellen, ähnlich wie im Mittelalter die Philosophie als Magd der Theologie fungirte.

die morphologischen Processe, welche sie exact erklären sollen, „wie die Faust aufs Auge". Beide decken sich im besten Falle nur äusserlich, während im inneren Wesen der grösste Gegensatz besteht.

Nach meiner eigenen Ueberzeugung ist die tektogenetische Theorie von His — und zwar ebensowohl die Parablasten-Theorie als die Sartrical-Theorie — von Anfang bis zu Ende ein einziges grosses Labyrinth von Irrwegen und sowohl der principielle Standpunkt von His, als sämmtliche daraus abgeleitete Folgerungen sind völlig falsch und naturwidrig. Ich habe diesem unversöhnlichen Gegensatze von Anfang an den entschiedensten Ausdruck gegeben, in der Biologie der Kalkschwämme (1872), in den Studien zur Gasträa-Theorie (1873), in der Anthropogenie (1874) und namentlich in den „Zielen und Wegen der heutigen Entwickelungsgeschicchte" (1875; Jen. Zeitschr. Bd. X, Supplem.). Ich kann heute nur noch hinzufügen, dass meine bisherigen Erfahrungen jene feste Ueberzeugung lediglich bestätigt haben. Uebrigens waren mehrere unserer ersten Morphologen — ich nenne nur Gegenbaur und Max Schultze — von Anfang an derselben Ansicht, und gegenwärtig ist es wohl die grosse Mehrzahl.

Vielleicht das Meiste zur Anerkennung und Verbreitung der tektogenetischen Theorien von His hat Kölliker beigetragen, der diese „genialen Conceptionen" von Anfang an bewunderte und ihnen in der zweiten Auflage seiner weitverbreiteten „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere" (1876) an verschiedenen Stellen eine ausführliche Besprechung widmete. Er stimmt „im Wesentlichen mit His überein und weicht offenbar mehr nur in der Auffassung der Einzelvorgänge ab, als in den Grundanschauungen" (1876, l. c. p. 397). Die Sartrical-Theorie oder der Versuch von His, die ganze Ontogenie auf rein mechanische Verhältnisse zu begründen, verdient nach Kölliker „nicht bloss desshalb alle Beachtung, weil sie der erste Versuch ist, die Formbildung im Sinne der neueren Naturforschung logisch zu begründen, sondern weil sie auch unstreitig viel Wahres an sich trägt" (p. 28). „Da eine mathematische Begründung das Endziel der Wissenschaft ist, verdient schon aus diesem Grunde der Versuch von His alle Beachtung" (p. 394). Die Parablasten-Theorie begrüsst Kölkiker als eine „neue Bahn der Entwickelungsgeschichte —, die, wenn sie als richtig sich ergäbe, nicht nur die Bildung der Keim-

blätter aufklären, sondern auch der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben würde" (p. 24).

Da ich die Parablasten-Theorie und ihre neuesten Wandlungen nachstehend ausführlicher besprechen werde, will ich hier nur über die Sartrical-Theorie von HIS noch einige Worte sagen. Entkleiden wir diese wunderbare „geniale Conception" des mathematisch-physikalischen Aufputzes, der zu ihrem wahren Wesen in keiner Weise passt, so lässt sich der übrig bleibende Kern wohl hinlänglich in folgenden Sätzen characterisiren:

1) Das universale „Wachsthums-Gesetz" von HIS, welches als „einzig wesentliche Ursache" alle embryonale Entwickelung bedingen soll, ist nichts Anderes als eine „Ontogenetische Lebenskraft" (*natura sartrix*); es gleicht in dieser Beziehung dem „grossen unbekannten Entwickelungsgesetz" von KÖLLIKER, welches eine phylogenetische Lebenskraft repräsentirt. 2) Da über die eigentliche Natur dieser beiden „grossen Unbekannten" nichts weiter gesagt wird, als dass sie „mechanische Principien" sind, ihre Zurückführung auf bekannte Naturkräfte aber in keiner Weise geschieht, so tragen dieselben Nichts zur wahren Erklärung der organischen Entwickelung bei. 3) Eine causale Beziehung zwischen den beiden „grossen Unbekannten" ist völlig ausgeschlossen; sowohl HIS als KÖLLIKER sind entschiedene Gegner der phylogenetischen Methode und perhorresciren das „biogenetische Grundgesetz". In dieser Beziehung denkt erstere klarer und consequenter als der letztere. Als entschiedener Gegner der Descendenz-Theorie verwirft HIS die Phylogenie überhaupt, und verurtheilt ihre Anwendung auf die Ontogenie als einen „weiten Umweg", dessen die ontogenetischen Thatsachen („als unmittelbare Folgen physiologischer Entwickelungs-Principien) zu ihrer Erklärung gar nicht bedürfen" [1]).

Man kann in der That HIS nur Dank wissen, dass er selbst hier und an andern Orten seinen Gegensatz zu unserer phylogenetischen Auffassung der ontogenetischen Phänomene so scharf formulirt und zu einer entscheidenden Wahl zwischen den beiden möglichen Erklärungsweisen der letzteren gedrängt hat. Auf der einen Seite steht unsere ganze heutige Entwickelungslehre mit

[1]) In gleichem Sinne legt auch KÖLLIKER (im Vorwort zu seiner „Entwicklungsgeschichte" 1879, p. VII) „das Hauptgewicht darauf, dass die Entwicklung aller Einzelwesen aus sich zu begreifen und gesetzmässig abzuleiten ist", mit Ausschluss der Stammesgeschichte.

dem biogenetischen Grundgesetz und Allem was dazu gehört: Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie, Unterscheidung von Palingenie und Cenogenie, Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung. Auf der andern Seite steht die „mechanische" Sartrical-Theorie von His und Alles was dazu gehört (— unter völligem Ausschluss der Phylogenie! —), als: Höllenlappen-, Briefcouvert-, Gummischlauch-Theorie etc.

Ueberblicken wir die gesammte ontogenetische Litteratur der Gegenwart, so glauben wir wohl nicht in der Annahme irre zu gehen, dass die grosse Majorität der Naturforscher ihre Wahl zwischen jenen beiden entgegengesetzten Wegen bereits getroffen hat, und zwar zu Gunsten des ersteren. Sind doch selbst viele Freunde von His's Sartrical-Theorie, welche anfänglich dieselbe mit Jubel begrüssten und sich durch die mathematischen Formeln ihres äusseren Gewandes blenden liessen, später an ihr gänzlich irre geworden und haben sie zuletzt stillschweigend aufgegeben. Um so mehr mussten wir erstaunen, als in neuester Zeit von mehreren Seiten her der Versuch gemacht wurde, die interessante Leiche der Natura sartrix aufs Neue zu galvanisiren und einige Zuckungen, welche hierbei die Parablasten-Theorie zeigte, für werthvolle Symptome wirklicher Lebens-Reste auszugeben. Sehen wir nun etwas näher zu, wie es sich mit dieser Auferstehung verhält, und ob wirklich jene „genialen Conceptionen der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben".

II. Archiblast und Parablast.

In einer ausführlichen Abhandlung über „Archiblast und Parablast" hat im vorigen Jahre Waldeyer [1]) die Frage vom Ursprung der Gewebe aus den Keimblättern eingehend besprochen und dabei den Versuch gemacht, die scharfen, hierbei hervorgetretenen Gegensätze zu vermitteln. Wir können diesen Versuch nicht für gelungen halten und halten überhaupt jeden derartigen Vermittelungs-Versuch für aussichtslos; aus dem einfachen Grunde, weil es sich hierbei um tiefgreifende Gegensätze in der allgemeinen Auffassung der wichtigsten Entwickelungs-Principien handelt. Entweder — Oder! — Entweder sind alle Gewebe des Thierkörpers archiblastisch, d. h. ihre Zellen sind sämmtlich Abkömmlinge

---

[1]) Arch. für mikrosk. Anat. 1883, Bd. 22, p. 1—77.

der befruchteten Eizelle, — oder dies gilt nur für einen Theil derselben, während der andere Theil ganz unabhängig davon aus fremden, in den Keim eingewanderten Zellen hervorgegangen ist: der Nebenkeim von His oder der Parablast.

Die wichtigsten Principien der „Parablasten-Theorie" lassen sich in folgenden fünf Sätzen zusammenfassen: 1) Der Wirbelthier-Keim besteht aus zwei völlig verschiedenen und von einander unabhängigen Theilen, dem Hauptkeim *(Archiblastus)* und dem Nebenkeim *(Parablastus)*. 2) Der Archiblast allein entsteht aus dem Bildungsdotter der befruchteten Eizelle, und alle Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge der Furchungszellen. 3) Der Parablast hingegen entsteht aus dem weissen Nahrungsdotter, völlig unabhängig vom Archiblasten, und alle Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge von Follikel-Zellen der Membrana granulosa, welche aus dem mütterlichen Körper in den Dotter des Eies eingedrungen sind. 4. Der Archiblast (ein Erbtheil von beiden Eltern) entwickelt das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der echten Epithelien und der Drüsen. 5) Der Parabl'ast hingegen (— „eine rein mütterliche Mitgift" —) entwickelt keines der erstgenannten Gewebe, sondern ausschliesslich die sämmtlichen Gewebe des Blutsystems (Blutzellen, Endothel der Gefässe) und die sämmtlichen Bindesubstanzen.

In einem Punkte müssen wir zunächst His unsere volle Anerkennung zollen, darin nämlich, dass er mit heroischer Energie und mit der grössten Consequenz alle Folgerungen aus den eben angeführten Hauptpunkten seiner Parablasten-Theorie von Anfang an bis heute durchgeführt hat und mit unerschütterlicher Festigkeit sie auch heute noch vertheidigt. Keinen Zweifel darüber lässt sein letzter, 1882 erschienener „Rückblick" auf dieselbe[1]), in welchem er seine theoretischen Betrachtungen, „zunächst für die Wirbelthiere, nochmals in aller Schärfe", in folgendem Satze zusammenfasst: „die Wandungen der primitiven Gefässe, das Blut und die Anlagen sämmtlicher Bindesubstanzen des Körpers stammen aus einem eigenen, von früh ab räumlich geschiedenen Keim, dem Nebenkeim oder Parablast. Sie treten secundär in den Körper des Embryo ein und durchwachsen successive die offen stehenden Lücken desselben, theilweise dieselben erfüllend, theils sie wandständig bekleidend. Eine

[1]) Wilhelm His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Arch. für Anat. u. Physiol. 1882, p. 62.

scharfe Trennung zwischen parablastischen und archiblastischen Geweben besteht sonach in genetischer Hinsicht ebensowohl als in histologischer und physiologischer".

Der durchgreifende Gegensatz zwischen den beiden, von einander völlig unabhängigen Keimtheilen, den His hier nochmals in aller Schärfe aufstellt, betrifft also 1.: die völlig verschiedene Herkunft beider; 2.: ihre völlig verschiedenen histologischen Producte; und 3.: ihre völlig verschiedenen physiologischen Eigenschaften. Das Hauptgewicht wird dabei aber auf den ganz verschiedenen Ursprung beider gelegt, wie aus folgenden Worten hervorgeht: „die Zellen der Granulosa sind nichts Anderes, als die innerste Schicht von Bindegewebs-Zellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosa-Zellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir haben sonach in der That zwei Gewebsfamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamen Bau sich vereinigend, niemals aber dem Character untreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätte erwarten lassen".

Schon vor zehn Jahren (im 24. Vortrage meiner „Anthropogenie") habe ich auf die ontogenetischen Thatsachen hingewiesen, welche mit der Parablasten-Theorie unvereinbar sind. Selbstverständlich kann ja nur dann ein solcher Antagonismus beider Keimbestandtheile existiren, wenn von Anfang an eine vollständige und deutliche Sonderung des archiblastischen Bildungsdotters und des parablastischen Nahrungsdotters ausgeprägt ist; also bei „meroblastischen" Eiern. Dahin gehören unter den Wirbelthieren die discoblastischen Eier der Selachier, Teleostier, Reptilien und Vögel. Hier wäre wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass wirklich Granulosa-Zellen in den Nahrungsdotter einwanderten und als selbstständige Grundlagen des Parablasten sich ganz unabhängig von den Furchungszellen des Bildungsdotters weiter entwickelten. Diese Möglichkeit fehlt aber bei den holoblastischen Eiern der Acranier, Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säugethiere, wo die Furchung zwar eine inaequale, aber doch eine totale ist, und wo alle späteren Gewebs-Elemente nachweislich von diesen

Furchungszellen abstammen; gleichviel ob ein wirklicher „Dottersack“ sich eine zeitlang weiter erhält oder nicht. Die sogenannten „Dotterzellen“ des letzteren sind ja echte Entoblastzellen und ganz verschieden von den parablastischen „Dotterkugeln“, welche His in den meroblastischen Eiern von Granulosa-Zellen ableitet.

Die stärksten Argumente gegen die Parablasten-Theorie liefert unter den Wirbelthieren der palingenetische *Amphioxus*, dessen ausserordentliche Bedeutung, als letzter überlebender Rest der alten Acranier-Gruppe, auch hier sich bewährt. Zwar ist die Eifurchung des *Amphioxus* nicht, wie ich früher nach den bahnbrechenden Untersuchungen von Kowalewsky (1866) annahm, vollständig aequal (oder primordial), sondern bereits ein wenig inaequal, wie die genaueren Beobachtungen von Hatschek (1882) ergeben haben. Indessen die Amphigastrula, die daraus hervorgeht, steht der reinen Archigastrula noch ganz nahe, und — was das Wichtigste ist — die Blastula des *Amphioxus* ist eine Hohlkugel, deren Wand, das Blastoderm, eine einzige einfache Epithel-Schicht bildet; durch Invagination derselben entsteht eine Gastrula, die lediglich aus zwei einfachen Epithel-Schichten besteht, den beiden primaeren Keimblättern. Diese gehen unmittelbar und vollständig in den Amphioxus-Körper über, ohne dass es irgendwo zur Bildung eines Dottersackes oder eines andern Körpertheiles käme, an welchen sich auch nur der entfernte Verdacht einer parablastischen Einwanderung von Granulosa-Zellen knüpfen könnte; ohnehin ist diese ja durch die besonderen Verhältnisse, unter denen sich die Gastrula des Amphioxus entwickelt, völlig ausgeschlossen. Und dennoch besitzt der Amphioxus alle die angeblich „parablastischen“ Gewebe, wie alle übrigen Wirbelthiere: Blutgefässe und Blut, Bindegewebe verschiedener Form. Alle diese Gewebe entstehen hier gleich allen übrigen einzig und allein aus Zellen, welche directe Abkömmlinge jener beiden einfachen Epithelblätter der Gastrula sind [1]). Ganz dasselbe, was so unzweideutig durch die archi-

---

[1]) Ich war daher vollkommen berechtigt, schon vor 10 Jahren in der Anthropogenie zu sagen: „Die Gastrula des Amphioxus wirft für sich allein schon die ganze künstliche Parablasten-Theorie von His über den Haufen. Denn diese Gastrula lehrt uns, dass alle verschiedenen Organe und Gewebe des ausgebildeten Wirbelthieres ursprünglich sich einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern entwickelt haben. Der ausgebildete Amphioxus besitzt ein differenzirtes Gefässsystem und ein

blastische Gastrula des Amphioxus bewiesen wird, das gilt auch von der stärker modificirten und mehr „cenogenetischen" Gastrula der amphiblastischen Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien. Denn auch hier unterliegt es gar keinem Zweifel, dass sämmtliche Zellen, welche den Körper der Blastula und nachher der Gastrula zusammensetzen, echte Furchungszellen, d. h. Abkömmlinge der einfachen Eizelle sind. Von eingewanderten Granulosa-Zellen, die sich selbstständig zu parablastischen „Dotterzellen" entwickeln und den ersteren gegenüberstellen, kann hier gar keine Rede sein. Wie ich bereits in der Gastraea-Theorie betonte, und wie auch neuerdings WALDEYER (p. 36) mit Recht hervorhebt, ist diese Thatsache von grösstem Gewichte; und es bleibt geradezu unbegreiflich, wie HIS — trotz langjähriger Beschäftigung mit diesem Gegenstande — dieselbe einfach ignorirt und ohne Weiteres die echten kernhaltigen „Dotterzellen" der Amphibien und der anderen amphiblastischen Wirbelthiere mit den kernlosen „Dotterkugeln" der Vögel und der anderen discoblastischen Vertebraten identificirt; die ersteren sind echte „Furchungszellen" und entstehen erst in Folge der Furchung; die letzteren sind blosse geformte Dottertheile und bestehen vor wie nach der Furchung. Mit vollem Nachdruck schliesst sich auch WALDEYER dieser Auffassung an, indem er hervorhebt, dass „man niemals eine Amphibien-Dotterzelle und deren Abkömmlinge mit einer Dotterkugel vom Vogel, Knochenfisch etc. vergleichen kann."

Wie ich in diesem principiell wesentlichen Punkte mich mit WALDEYER in Übereinstimmung befinde, so auch in Bezug auf das ganze Verhältniss des Bildungsdotters zum Nahrungsdotter, und in Bezug auf die Einheit der zusammenhängenden Reihe, welche alle verschiedenen Eier je nach dem verschiedenen Gehalte an Nahrungsdotter darstellen. „Es besteht kein principieller Unterschied zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern, sondern nur eine graduelle Verschiedenheit, je nach der Quantität des an der Bildung des Eies participirenden Nahrungsdotters" (l. c. p. 36—45). Wie ich schon in der An-

---

im ganzen Körper ausgebreitetes Gerüste von Geweben der Bindesubstanz, so gut wie alle anderen Wirbelthiere, und doch ist ein Nebenkeim, aus dem diese Gewebe im Gegensatze zu den übrigen hervorgehen sollen, hier überhaupt gar nicht vorhanden!" (1874, l. c. p. 629).

thropogenie hervorhob [1]) und ausführlicher in meinen vergleichenden Untersuchungen über die Eifurchung begründete [2]), ist ja „der Nahrungsdotter ein secundäres cenogenetisches Product, welches den primaeren palingenetischen Entwicklungsgang des Keimes zwar vielfach abändern und verdecken, aber dessen morphologische Bedeutung nicht im Mindesten abschwächen kann". (Gastraea-Theorie p. 76). Fünf principielle Punkte von grosser Bedeutung sind hierbei vor allem festzuhalten:

1. Das Ei bleibt in allen Fällen eine einfache Zelle, gleichviel ob dasselbe eine kaum merkliche Menge von Nahrungsdotter aufgenommen hat (Amphioxus) oder eine mässige Quantität (Cyclostomen, Amphibien) oder eine colossale Masse (Reptilien, Vögel); dass in allen diesen Fällen das Ei wirklich eine einfache Plastide oder ein selbständiger „Elementar-Organismus", ein einziges „Individuum erster Ordnung" bleibt, ergiebt sich einfach erstens aus seiner Entstehungsgeschichte, zweitens aus seinem Verhalten beim Furchungs-Processe selbst; denn alle Kerne der Furchungszellen sind ja Abkömmlinge des Eikernes. Bei Thieren mit sehr grossem Nahrungsdotter kann dieser direct durch Aufnahme von Follikelzellen, Leucocyten oder andern Zellen des mütterlichen Körpers wachsen; aber diese „gefressenen" Zellen verlieren damit ihre Selbständigkeit und dienen bloss als Proviant für die Eizelle.

2. Der Nahrungsdotter ist nicht eine äussere Zugabe zur Eizelle (im Gegensatze zum Bildungsdotter), sondern wird stets in das Innere desselben aufgenommen; gleichviel ob das Protoplasma mehr gleichmässig den Dotter einschliesst (bei den periblastischen Eiern der Gliederthiere) oder einseitig sich grösstentheils um das peripherisch gelegene Keimbläschen anhäuft (bei den discoblastischen Eiern der Vögel etc.). Mit Recht hebt auch Waldeyer dies besonders hervor: „da die Ablagerung des Dotters in das Innere des ursprünglichen Ei-Protoplasma geschieht, so wird letzteres zugleich auch allseitig nach der Peripherie verschoben, und es wird immer um den Dotter eine dünne Protoplasmarinde gelagert bleiben, welche Alles einschliesst und in den rundlichen oder linsenförmigen Keim übergeht. Ge-

---

[1]) Anthropogenie, 1874, p. 137—166; VIII. Vortrag: Die Eifurchung und die Keimblätterbildung.

[2]) Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena, Zeitschr. 1875; Bd. IX, p. 402. Gastraea-Theorie, II; p. 61, Taf. II—VIII.

nau so ist es ja auch bei der Fettzellenbildung." (l. c. p. 12.) Schon vor 18 Jahren ist dieselbe Auffassung des Nahrungsdotters — nach unserer Überzeugung die allein richtige — von GEGENBAUR ganz klar begründet worden [1]). Auch die grosse gelbe Dotterkugel des Hühner-Eies bleibt bis zur Befruchtung und Furchung eine einfache Zelle, indem von der excentrischen Hauptmasse des discoidalen „Bildungsdotters" eine dünne protoplasmatische „Dotterrinde" ausgeht, welche die ganze colossale Proviant-Kugel einschliesst; die äussere Oberfläche der (unbefruchteten) gelben Dotterkugel des Huhns ist die äussere Oberfläche einer kolossal ausgedehnten kugeligen Zelle, vollkommen vergleichbar einer sehr grossen Fettzelle.

3. Die Furchung betrifft in allen Fällen das ganze Ei; strenggenommen sind alle Eier holoblastisch. Wie WALDEYER mit Recht hervorhebt und GÖTTE speciell für die Wirbelthiere nachwies, wie ich selbst bereits in der Gastraea-Theorie zeigte, ist eine scharfe Grenze zwischen der inaequalen und discoidalen Furchung überhaupt nicht zu ziehen; nur die grössere Quantität des Nahrungsdotters unterscheidet die letztere von der ersteren. In allen Fällen kommt, — wie bei jeder anderen Zelltheilung — als wirklich activer Bestandtheil des Eies allein das Protoplasma und der Kern in Betracht, während der Nahrungsdotter, als aufgenommener Proviant-Vorrath, sich vollkommen passiv verhält. Bei der inaequalen Furchung lässt sich meistens unmittelbar darthun, dass die grossen vegetativen oder entoblastischen, durch den ansehnlichen Nahrungsdotter aufgeblähten Furchungszellen ebenso gut ihren Kern besitzen und ebenso gut echte Zellen sind, als die kleinen animalen oder exoblastischen Furchungszellen (ohne Nahrungsdotter). Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung jene Eier (vieler niederen Wirbellosen), bei welchen bereits die beiden ersten Furchungszellen von sehr verschiedener Grösse sind und schon die erste Theilung die Eizelle in eine kleine animale Segmentelle (die Mutterzelle des Exoblast) und eine grosse vegetative Segmentelle (die Mutterzelle des Entoblast) zerlegt. Die erstere theilt sich viel rascher und öfter, die letztere weit langsamer und seltener. Wird diese letztere durch weitere Aufnahme von viel Nahrungsdotter noch grösser und träger, so wird ihre Theilung sehr bedeutend ver-

[1]) GEGENBAUR, Wirbelthier-Eier mit partieller Dottertheilung. Arch. f. Anat. u. Phys. 1866.

zögert, und die inaequale Furchung geht in die discoidale über. Es lässt sich daher mit Sicherheit annehmen, (— was oft nur schwer durch directe Beobachtung zu beweisen sein dürfte —) dass auch bei der discoidalen Furchung die ganze träge und schwerfällige vegetative Hälfte dem Furchungs-Processe unterliegt und durch fortgesetzte Kerntheilung (— wenn auch spät und langsam —) entoblastische Furchungszellen bildet: echte „Dotterzellen". WALDEYER bezeichnet diese verspätete oder oft lange Zeit nach vollendeter Furchung des Exoblast noch fortdauernde Zelltheilung im Entoblast als „secundäre Furchung" im Gegensatze zur primären; ich komme hierauf gleich zurück.

4. Je mehr die Masse des Nahrungsdotters und damit der Gegensatz zwischen exoblastischen und entoblastischen Furchungszellen zunimmt, desto mehr verliert die Zellspaltung, welche wir Eifurchung nennen, den Character der Zelltheilung; desto mehr wird sie zur Zellknospung[1]). Strenggenommen würde eigentlich nur die aequale (reguläre oder primordiale) Furchung als „Theilung der Eizelle" anzusehen sein, alle anderen Formen derselben als „Knospung." Indessen wird es wohl praktischer erscheinen, nur jene Furchungs-Formen als Gemmation zu bezeichnen, in welchen von Anfang an die beiden ersten Furchungszellen einen deutlichen Gegensatz zeigen und die beiden Pole der Ei-Axe characterisiren; in diesem Falle erscheint die grosse vegetative (dotterreiche) Zelle am unteren Pole der Ei-Axe (oder die „Mutterzelle des Entoblast") als die mütterliche Zelle, aus der durch Knospung am entgegengesetzten oberen Pole eine kleine animale (dotterarme) Zelle entsteht (die „Mutterzelle des Exoblast"). Sehr auffällig und deutlich ist diese Erscheinung bei jener inaequalen Furchung vieler Wirbellosen (Würmer, Mollusken etc.), wo die erste Furchungs-Ebene (— senkrecht zur Ei-Axe —) eine grössere vegetative von einer kleineren animalen Zelle trennt, und letztere als „Knospe" der ersteren angesehen werden kann. Da aber zwischen dieser inaequalen und der discoidalen Furchung

[1]) Zelltheilung und Zellknospung, als die beiden Hauptformen der „Zellspaltung" sind begrifflich in derselben Weise auseinander zu halten, wie Theilung und Knospung des vielzelligen Organismus, d. h. die Producte der Theilung sind coordinirt, von gleichem Alter und Formwerthe (Geschwister); hingegen die Producte der Knospung sind subordinirt, von ungleichem Alter und Formwerthe (Mutter und Tochter). Gen. Morphol. Bd. II, p. 38, 44.

alle Zwischenstufen existiren, und da die letztere phylogenetisch aus der ersteren entstanden ist, so darf man annehmen, dass auch von den discoblastischen Eiern (der Vögel, Reptilien, Fische, Cephalopoden) dasselbe gilt. Gleichviel ob die Eifurchung in diesem Sinne als Zellknospung oder (bei den archiblastischen Eiern) als Zelltheilung aufgefasst wird, in allen Fällen bleibt sie ein Spaltungs-Process, welcher die ganze Eizelle, nicht bloss den „Bildungsdotter" derselben betrifft.

5. Der Dottersack der Thiere ist ein Bestandtheil des Embryokörpers und zwar ein Anhang des Urdarms; in gleicher Weise wie der Nahrungsdotter ein Bestandtheil der Eizelle ist. Diese Auffassung — schon in der Gastraea-Theorie begründet — steht in principiellem Gegensatze zu der älteren, auch jetzt noch von vielen Embryologen festgehaltenen Anschauung, wonach Dottersack und Embryo als unabhängige Theile einander gegenüber gestellt werden. Viele Missverständnisse und noch jetzt fortdauernde Streitigkeiten über den Ursprung der Gewebe würden sofort verschwinden, wenn man jene irrthümliche Anschauung fallen liesse. Eine grosse Rolle spielt dieselbe insbesondere noch bei den discoblastischen Eiern der Vögel; hier betrachten Viele das *Labium prostomii* oder den Lippenwulst des Urmundes (Keimwulst von Kölliker, Randwulst von Götte) als die scharfe Grenze zwischen dem Keim und dem Dotter; der erstere soll erst später den letzteren umwachsen und so den „Dottersack" bilden. Diese „Umwachsung" ist nach meiner Auffassung nur die nothwendige Folge der Invagination, mit welcher die Bildung der Discogastrula beginnt. Die Masse des Dotters ist aber von Anfang an ein Bestandtheil der vegetativen Körperhälfte, welche den Urdarm bildet; alle Zellen, welche früher oder später aus diesem Theil hervorgehen, (gleichviel ob durch primäre oder secundäre Furchung) sind nach ihrem Ursprung Entoderm-Zellen.

In allen angeführten Hauptpunkten stimmt Waldeyer vollkommen mit meiner bereits in der Gastraea-Theorie ausführlicher begründeten Auffassung vollständig überein und stellt sich ebenso entschieden der Parablasten-Theorie von His gegenüber. Gleich mir leitet er alle Zellen, welche den Thierkeim zusammensetzen und die Gewebe aufbauen, ohne Ausnahme von Furchungszellen ab und betrachtet sie alle als Descendenten der einfachen Eizelle. Die beiden primären Keimblätter sind auch für ihn die einzige Quelle der Gewebe-Bildung. Auch den mei-

sten einzelnen Argumenten, die Waldeyer in den ersten fünf Abschnitten seiner Abhandlung für diese Auffassung und gegen His geltend macht, kann man im Wesentlichen beipflichten. Umsomehr muss man erstaunen, in den beiden letzten Abschnitten derselben (VI. und VII.) die vorher gründlich widerlegte Parablasten-Theorie nicht allein auf's Neue wieder aufgenommen, sondern auch in gleicher Weise zur Classification der Gewebe verwendet zu sehen (p. 61); und am Schlusse endlich (p. 77) zu hören, dass „wir in dieser von His begründeten Lehre sicherlich einen bedeutenden Fortschritt der allgemeinen Embryologie und Anatomie erblicken dürfen."

Dieser auffallende Widerspruch lässt sich nur dadurch erklären, dass Waldeyer unter „Parablasten" in den ersten fünf Abschnitten seiner Abhandlung dasselbe, in den letzten beiden aber ganz etwas anderes versteht, als His; und so ist es auch in der That. Der Parablast von Waldeyer ist ein Theil seines Archiblasten, nämlich die Summe aller derjenigen Furchungszellen, welche die parablastischen Gewebe liefern: Blut- und Bindegewebe; diesen stellt er gegenüber den „eigentlichen" Archiblasten, welcher Epithel-, Muskel- und Nervengewebe liefert. Aber alle Zellen des letzteren ebenso wohl wie des ersteren leitet er von Furchungszellen ab, und findet schliesslich den einzigen wesentlichen Unterschied beider Gewebs-Gruppen darin, dass die archiblastischen durch primäre, die parablastischen durch secundäre Furchung entstehen. Wie weit diese Auffassung berechtigt ist, werden wir nachher sehen. Hier wollen wir nur constatiren, dass der Parablast von Waldeyer seinen Namen nicht vermöge seines Ursprungs, sondern nur bezüglich seiner histologischen Producte verdient, dass er somit identisch ist mit dem besonderen „Bindegewebs-Blatt", welches zuerst Rauber 1877 als Desmoblast unterschieden hatte [1]).

In dem brennenden Hauptpunkte, der schliesslich der ganzen Parablasten-Theorie ihren eigenthümlichen „bestechenden" (p. 8) Character giebt, nämlich in der dualistischen Lehre von dem selbständigen Ursprung des „Parablasten", ist Waldeyer ein ebenso entschiedener Gegner von His, als wir selbst. Wir fürchten daher auch sehr, dass es „verlorene Liebesmühe" ist, wenn Waldeyer die bittere Wahrheit, dass jene „bestechende" Theorie von

---

[1]) Rauber, Über den Ursprung des Bluts und der Bindesubstanzen. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Leipzig 1877, p. 27.

Anfang bis zu Ende ein grosser Irrthum ist, durch die liebenswürdigsten Wendungen His gegenüber zu versüssen sucht. Anderseits hoffen wir, dass dadurch sich His nicht irre machen lassen, sondern wie bisher mit der löblichsten Energie und Consequenz seine unverfälschte Parablasten-Theorie aufrecht erhalten wird, die bei Lichte betrachtet nichts Anderes ist, als eine Theorie von eigenthümlicher „Symbiose der Wirbelthiere."

III. Die Symbiose der Wirbelthiere.

Der lebhafte Beifall, den die Parablasten-Theorie sowohl als die Sartrical-Theorie von His gleich anfänglich bei vielen Embryologen fand, der reiche Aufwand von mathematisch-verbrämter Schein-Gelehrsamkeit, welchen er zu ihrem „exakten" Aufputz verwendete, ferner die Masse von Schriften, welche dieselben seit nunmehr 16 Jahren hervorgerufen haben, werden ihnen vermuthlich eine bleibende Stelle in der ontogenetischen Litteratur-Geschichte bewahren. Wie das vorige Jahrhundert sich bis zum Ende lebhaft mit den seltsamen Praeformations-Theorien von Haller, Bonnet, Leibnitz u. s. w. beschäftigte, trotzdem Caspar Friedrich Wolff bereits 1759 den einzig wahren Weg der Epigenesis klar gezeigt hatte, so scheint auch unser Jahrhundert sich fortdauernd mit den noch seltsameren tectologischen Theorien von His beschäftigen zu wollen, trotzdem die diametral entgegenstehenden Grundsätze von Darwins' Descendenz-Theorie von Jahr zu Jahr auch unter den Embryologen immer allgemeinere Anerkennung gewinnen.

Die Erinnerung an diese historische Parallele ist hier vielleicht nicht überflüssig. Denken wir nur daran, dass Wolff in seiner „*Theoria generationis*" nicht allein durch naturgemässe philosophische Reflexionen den Grund zu der wahren, auch heute noch allein gültigen Theorie der individuellen Entwicklung legte, sondern dass er auch diese Theorie durch eine bewunderungswürdige Reihe der besten Beobachtungen stützte. Er entdeckte zuerst die blattförmige Anlage des Embryo, die anfangs einfach, dann aber aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist; er zeigte, wie diese blattförmigen Schichten (— die späteren Keimblätter —) zu Röhren verwachsen; und wie ein Organsystem nach dem andern entsteht; er betrachtete kleine mikroskopische Bläs-

chen (die späteren Zellen) als die eigentlichen Elementartheile, aus denen sich jene Schichten aufbauten.

Alle diese erstaunlichen Entdeckungen, durch welche die wissenschaftliche Ontogenie eigentlich erst begründet wurde, und in denen die wichtigsten Anschauungen der späteren Coryphäen von Baer bis Schwann theilweise schon prophetisch anticipirt wurden, veröffentlichte Wolff bereits 1759. Und dennoch blieben sie über ein halbes Jahrhundert fast wirkungslos und wurden beinahe vergessen; aus dem einfachen Grunde, weil die herrschenden Autoritäten sie als unbequeme Neuerungen verwarfen und es vorzogen, die unterhaltende Discussion der hergebrachten Praeformations-Theorien fortzusetzen. Die fundamentale Frage, ob die präformirten Keime sämmtlicher Menschenkinder im Spermarium des Stammvaters Adam oder im Ovarium der Urmutter Eva eingeschachtelt gewesen seien, wurde allgemein für viel wichtiger und bedeutungsvoller gehalten, als die Theorie der Epigenesis von Wolff, dessen grundlegende empirische Beobachtungen von keinem einzigen „exacten Physiologen" nachuntersucht, vielmehr einfach bei Seite geschoben wurden.

Die angesehenste unter jenen Autoritäten und der einflussreichste Gegner der Epigenesis-Theorie war bekanntlich Albrecht von Haller, jener „exacte Physiologe", der in seinen berühmten Elementa Physiologiae den Machtspruch that: *„Nulla est epigenesis. Nulla in corpore animali pars ante aliam facta est, et omnes simul creatae existunt."* Sein vielbeliebter, von Goethe bereits so treffend beantworteter Wahlspruch: „In's Innere der Natur dringt kein erschaffener Geist — Glückselig wem sie nur die äussere Schale weist —" kann heute als eine bewunderungswürdige Anticipation der Berliner *„Ignorabimus-Philosophie"* von Du-Bois-Reymond angesehen werden. — Wir möchten glauben, dass eine gewisse Wahlverwandtschaft His antreibt, neuerdings jene Naturbetrachtung Haller's zu vertheidigen. Hat doch auch der letztere seine vielbewunderte Praeformations-Theorie nach „exact-physiologischer Methode" mathematisch begründet, indem er die Zahl der Menschenkinder berechnete, welche Gott am sechsten Tage seines Schöpfungswerkes auf einmal geschaffen und im Ovarium der Mutter Eva eingeschachtelt hatte. Indem er das Alter der Erde auf 6000 Jahre und die Summe der gleichzeitig lebenden Menschen auf 1000 Millionen anschlägt, taxirt er jene Zahl auf 200 000 Millionen. Diese grossartige mathematische Leistung

steht auf gleicher Werth-Stufe mit den mathematischen Formeln, welche His neuerdings in die Embryologie eingeführt hat [1]).

Sehen wir von einem weiteren Eingehen auf diese „exacten" Berechnungen der „mechanischen" Sartrical-Theorie von His aber hier ab, und betrachten wir lieber näher den werthvollen „physiologischen" Kern, der seiner Parablasten-Theorie ein so hohes Interesse verleiht. Wie schon vorher bemerkt, ist dieser eigentliche Kern nichts Geringeres, als eine vollständige Symbiose der Wirbelthiere. Jedes Wirbelthier, vom Amphioxus und Cyclostomen an bis hinauf zum Affen und Menschen, ist nach His ein Doppelwesen, zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Thieren, dem Archiblasten und Parablasten; beide völlig selbständig und unabhängig von einander, beide „scharf getrennt sowohl in genetischer Hinsicht, als in histologischer und physiologischer" (His, 1882, l. c. p. 88). Wie nach der bahnbrechenden Entdeckung von de Bary jede Flechte aus zwei völlig verschiedenen Pflanzen zusammengesetzt ist, aus einem Pilz und einer Alge, so ist nach His jedes Wirbelthier zusammengesetzt aus zwei völlig verschiedenen Thieren, aus einem Archiblasten und einem Parablasten. Was diese Symbiose, für welche in den letzten Jahren so zahlreiche und interessante Beispiele aus dem Gebiete der niedern Thiere und Pflanzen bekannt geworden sind, gegenwärtig für eine Bedeutung gewonnen hat, ist am Besten aus dem zusammenfassenden Vortrage von Oscar Hertwig zu ersehen [2]). Eine ungeahnte Ausdehnung würde dieselbe jedoch erlangen, wenn wirklich die Parablasten-Theorie von His begründet wäre; diese letztere würde dann nicht nur, wie Kölliker rühmt, „der ganzen Embryologie eine neue Grundlage geben", sondern zugleich der ganzen Biologie der Wirbelthiere, ja der ganzen Anthropologie. Jener Dualismus der menschlichen Natur, dessen Räthsel seit Jahrtausenden so zahlreiche Denker und Dichter beschäftigt hat, würde dann in der einfachsten Weise sich „mechanisch" und ontogenetisch erklären lassen, indem die eine Hälfte auf Rechnung des Archiblasten, die andere auf Rechnung des Parablasten gesetzt würde [3]).

---

[1]) Vergl. den II. Vortrag meiner Anthropogenie. (Goethe, pag. 32.)

[2]) Oscar Hertwig, Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich. Jena, 1883.

[3]) His würde dann nicht nur der eigentliche Entdecker der Symbiose sein, sondern zugleich in ein näheres Verhältniss zu

Hoffentlich werden jene berühmten Coryphäen der „Deutschen Gesellschaft für Anthropologie", welche in ihren alljährlich wiederkehrenden Standreden gegen die Descendenz-Theorie und die daraus folgende „Anthropogenie" so viel eigenthümlichen Scharfsinn und so gründliche zoologische Sachkenntniss verrathen, von dem hier gegebenen Hinweis Nutzen ziehen, und von nun an die „exacte" Parablasten-Theorie von His benutzen, um das wahre Wesen und die Entstehung der dualistischen Menschen-Natur durch die Symbiose von Archiblast und Parablast „mechanisch" zu erklären.

Prüfen wir jedoch noch etwas näher, wie sich die von His entdeckte Symbiose der Wirbelthiere zu den übrigen, jetzt allgemein anerkannten Formen der Symbiose verhält. De Bary definirt dieselbe als „das gesetzmässige Zusammenleben von ungleichartigen Organismen, welche verschiedenen Arten, meist sogar verschiedenen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs angehören." Hertwig bestimmt sie näher in folgendem Satze: „Ungleichartige Organismen sind hier unter einander so innig verbunden, dass sie einen einzigen Organismus auszumachen scheinen, und für einen solchen auch bis in die jüngste Zeit gehalten worden sind." Dieser Satz würde ganz gut auf den Wirbelthier-Begriff von His passen, nicht jedoch unbedenklich der folgende Zusatz von Hertwig: „Von vornherein muss betont werden, dass der Anschein eines einheitlichen Organismus überhaupt nur dann in uns erweckt werden kann, wenn entweder beide Arten der zusammenlebenden Geschöpfe oder nur die eine von ihnen sehr einfach gebaut ist." Das letztere lässt sich weder vom Archiblasten noch vom Parablasten behaupten. Ausserdem erhebt sich eine noch grössere Schwierigkeit, wenn wir die ursprüngliche Selbstständigkeit der beiden Symbionten in Betracht ziehen.

In allen wohlbekannten und anerkannten Fällen von Symbiose handelt es sich um das innige Verwachsen und Zusammenleben

---

Goethe treten, der jenem Dualismus schon vor einem Jahrhundert so schönen Ausdruck in den Worten des Faust gegeben hat:

„Zwei Seelen wohnen, ach, in meiner Brust,
Die eine will sich von der andern trennen;
Die eine hält, in derber Liebeslust,
Sich an die Welt mit klammenden Organen (— der Archiblast! —)
Die andere hebt gewaltsam sich vom Dust
Zu den Gefilden hoher Ahnen". (— der Parablast! —)

von zwei Organismen, die ursprünglich als selbstständige Arten lebten, und zeitweise auch noch jetzt unabhängig von einander leben können. Einzellige Algen und Pilze sind völlig selbstständige Organismen, die sich unabhängig erhalten und fortpflanzen, nur unter gewissen Verhältnissen treten dieselben als Symbionten in das innige Wechselverhältniss oder den beiden Theilen nützlichen Mutualismus, aus welchem die Flechte entsteht. Ebenso können auch die Radiolarien und die Zooxanthellen völlig selbstständig leben und sich fortpflanzen, ohne dass sie nothwendig durch Symbiose verbunden sind. Wenden wir diese unleugbare Thatsache auf die Doppelnatur der Wirbelthiere an, so wird wohl weder deren Entdecker, His, noch irgend ein anderer Naturforscher behaupten, dass Archiblast und Parablast, wie sie heutzutage im Vertebraten-Körper als Symbionten vereinigt sind, ursprünglich als solche selbstständig hätten leben und sich fortpflanzen können. Was der unglückliche nackte Parablast, der bloss aus Blut und Bindegewebe, Knochen und Knorpel besteht, in dieser „schlechtesten aller Welten" hätte thun sollen, ist schlechterdings nicht einzusehen; höchstens könnte man ihn als das verkörperte Symbol der Vergänglichkeit betrachten, welches in der bildenden Kunst des Mittelalters bis auf die Gegenwart als „*Gerippe*" eine so traurige Rolle spielt. Hingegen würde die unabhängige Existenz eines Archiblasten, mit Epidermis, Medullarrohr, Darmrohr und Gonaden, allenfalls denkbar sein.

Es bleibt also für His nur die eine Ausflucht übrig, dass in früheren Perioden der Erdgeschichte einfache (— und zur Zeit noch völlig unbekannte —) Organismen aus zwei gänzlich verschiedenen Klassen gelebt hätten, die secundär zur Bildung der ersten Wirbelthiere zusammengetreten seien. Diese Hypothese liesse sich phylogenetisch so formuliren, dass die eigentlichen Vorfahrer der Wirbelthiere reine *Archiblasten* waren, deren Körper weder Blut noch Bindegewebe enthielt, sondern bloss aus Epithelien, Nerven- und Muskel-Gewebe bestand (ähnlich den Chaetognathen). In diese wanderten dann *Parablasten* ein, deren Organismus ausschliesslich aus Bindegewebe (und Blut?) bestand, hingegen weder Epithelien noch Muskeln, noch Nerven besass. *Solche Thiere, deren ganzer Körper bloss aus Bindegewebe besteht, sind jedoch bisher der Zoologie unbekannt geblieben*[1]).

---

[1]) Allerdings könnte man hiergegen einwenden, dass solche „*reine Bindegewebsthiere*" (*Connectivaria*) mit *Meteor-Stei-*

IV. Die Coelom-Theorie und die Parablasten-Theorie.

Durch vergleichende Untersuchungen über die Ontogenie von Thieren verschiedener Typen, durch kritische Sichtung des umfangreichen, darüber vorliegenden Materials, und durch phylogenetische Beurtheilung desselben wurden die Gebrüder Oscar und Richard Hertwig 1881 zu ihrer Coelom-Theorie geführt. Eine Vergleichung derselben mit meiner 9 Jahre früher aufgestellten Gastraea-Theorie ergiebt am besten die Bedeutung der weitreichenden Fortschritte, welche während dieses Decenniums in der vergleichenden Ontogenie durch die Bemühungen zahlreicher trefflicher Forscher und durch die Anwendung der phylogenetischen Methode herbeigeführt wurden.

Da die sämmtlichen Sätze der Coelom-Theorie, ebenso wie diejenigen der Gastraea-Theorie auf dem Boden der Descendenz-Lehre erwachsen sind und die wahre Erklärung der ontogenetischen Thatsachen in phylogenetischen Ursachen suchen, so stehen sie selbstverständlich schon aus diesen principiellen Grunde in schroffstem Gegensatze zur Parablasten-Theorie von His, welche von einer derartigen Erklärung Nichts wissen will. Wir können es daher nur als ein merkwürdiges Missverständniss betrachten, dass His 1882 in seiner Abhandlung über „die Lehre vom Bind- substanzkeim (Parablast)“ in Hertwig's Coelom-Theorie „eine freuliche, von unerwarteter Seite herkommende Wendung zum Besseren findet“ und sich bemüht zu zeigen, „dass sich diese Forscher mit ihm in einer ganzen Reihe von Gesichtspunkten begegnen.“ Oscar Hertwig hat bereits 1883 in seiner trefflichen Abhandlung über „Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere“ darauf geantwortet und jenes Missverständniss aufgeklärt, indem er zeigt, dass die von His betonte Übereinstimmung rein äusserlich ist: „Die zwei von His und uns aufgestellten Kategorien enthalten verschiedene Gewebe; unsere genetischen Erklärungs-Principien haben auch nicht das Geringste mit einander gemein; in den sich anschliessen-

---

nen von anderen Weltkörpern auf die Erde herabgefallen und in Vertebral-Archiblasten „eingewandert“ seien. Ähnliche Hypothesen (von Dr. Hahn u. A.) haben bekanntlich nicht allein bei vielen Laien, sondern auch bei „exacten“ Physiologen grossen Beifall gefunden. Wir unsrerseits bedauern sehr, wegen unseres „beschränkten morphologischen Standpunktes“ diesen Beifall nicht theilen zu können.

den allgemeinen Fragen über das Wesen der histologischen Differenzirung und über die Art, wie zwischen histologischer und embryonaler Entwicklung eine gesetzliche Beziehung vorhanden ist, nehmen wir einen verschiedenen Standpunkt ein; endlich sind auch in äusserlicher Beziehung die Mesenchym- und die Parablast-Theorie verschieden, insofern diese sich allein auf die Wirbelthiere bezieht, jene für das ganze Thierreich ein gesetzmässiges Verhältniss festzustellen sucht; und insofern, wie His selbst hervorhebt, sowohl unsere empirischen als theoretischen Ausgangspunkte völlig andere gewesen sind."

Der principielle Gegensatz zwischen der phylogenetischen Coelom-Theorie von Hertwig und der tectogenetischen Parablasten-Theorie von His tritt klar und unvermittelt hervor, sobald man von der angeführten äusserlichen Ähnlichkeit eines einzelnen Gesichtspunktes absieht und statt dessen die allgemeinen Hauptsätze beider Theorien einander gegenüber stellt. Als solche möchten wir vor allen die folgenden vier Sätze ansehen:

1) Die allgemeine Homologie der beiden primären Keimblätter bei sämmtlichen Metazoen, welche ich zuerst 1872 aufgestellt habe [1]), sehen die Gebrüder Hertwig mit mir als die erste Grundlage der vergleichende Ontogenie der Thiere an, und leiten demnach mit mir sämmtliche Zellen und Gewebe derselben ausschliesslich von ihnen ab. Schon hierdurch stellen sie sich in unversöhnlichen Gegensatz zu His, der nur den Archiblasten aus den beiden primären Keimblättern ableitet, den Parablasten hingegen aus den eingewanderten Granulosa-Zellen.

2. Das Mesoderm oder das mittlere Keimblatt lassen sowohl Hertwig als His aus zwei verschiedenen Quellen hervor-

---

[1]) Waldeyer schreibt in seiner oben besprochenen Abhandlung über „Archiblast und Parablast" (1883, p. 73) die Unterscheidung der primären und secundären Keimblätter Götte zu, indem er sagt: „Götte hat mit Recht zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass man streng zwischen dem Mesoblasten und den beiden zuerst auftretenden Keimblättern unterscheiden müsse." Indessen ist der betreffende, von ihm citirte Aufsatz Götte's („Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere") vom März 1873 datirt und in der That ein Jahr später erschienen, als meine Monographie der Kalkschwämme, in welcher ich (1872) zuerst diese Homologie der beiden primären Keimblätter bei sämmtlichen Metazoen aufgestellt und ihren principiellen Unterschied von dem secundären Mesoderm betont hatte. (Vergl. meine „Philosophie der Kalkschwämme", Bd. I, p. 464—471.)

gehen; allein das „tertium comparationis“ beider Theorien ist nur ihre rein äusserliche Übereinstimmung, dass eben jene Quelle zweifach verschieden ist. Hertwig zeigt, dass bei der grossen Mehrzahl der Thiere (bei den Wirbelthieren, Tunicaten, Gliederthieren, Echinodermen und den meisten Würmern) das Mesoderm sich aus einem Mesoblasten und einem Mesenchym zusammensetzt; der Mesoblast entsteht aus den beiden Coelomsäcken, die sich als paarige Seitentaschen vom Urdarm abschnüren und deren beide epitheliale Wände (das parietale und das viscerale Blatt) demnach entoblastischen Ursprungs sind; das Mesenchym hingegen ist nicht epithelial und entsteht durch Auswanderung einzelner Zellen aus den epithelialen Blättern, welche in eine zwischen den letzteren ausgeschiedene Intercellular-Substanz hineingerathen und in derselben als zerstreute Ernährungs- und Fortbildungscentren liegen bleiben. Nach His hingegen sind die beiden Mesoderm-Quellen ganz anderen Ursprungs und Umfangs; sein Mesoblast (— die „Nebenplatte oder Muskelplatte“ —) entsteht allein aus den primären Keimblättern (der obere oder parietale aus dem Exoblast, der untere oder viscerale aus dem Entoblast), während sein Parablast ganz unabhängig von den ersteren ist, ein fremder Organismus, der als Symbion zwischen die Theile des Archiblasten von aussen hineinwächst.

3. Die histologische Potenz der beiden Mesoderm-Bestandtheile ist ebenfalls bei Hertwig und His ganz verschieden; bei dem ersteren können die verschiedensten Gewebe sowohl aus den vier secundären Keimblättern als aus den Zellen des Mesenchyms hervorgehen; nach dem letzteren entstehen die Epithelien, Nerven- und Muskelgewebe ausschliesslich aus dem Archiblast, hingegen die Blut- und Bindegewebe ebenso exclusiv aus dem Parablast.

4. Die echte Leibeshöhle oder das Coelom, deren Entwicklung mit derjenigen des Mesoderms im engsten Zusammenhang steht, und als der eigentliche Mittelpunkt der widersprechendsten Behauptungen mit Recht der Coelom-Theorie ihren Namen verleiht, nimmt ebenfalls in beiden Theorien eine völlig verschiedene Stellung ein. Nach Hertwig ist das Coelom bei allen Wirbelthieren, ebenso wie bei allen Tunicaten, Gliederthieren, Echinodermen und höheren Würmern, ein echtes Enterocoel, also entstanden durch Ausstülpung von ein paar lateralen Taschen aus dem Urdarm, die sich später völlig von ihm abschnürten; mithin ist ihr Epithel — das Coelom-Epithel — ein directer

Abkömmling des Darm-Epithels oder Entoblasts. Nach His hingegen ist das Coelom der Wirbelthiere ein parablastischer Spaltraum, ebenso wie die Hohlräume der Gelenke, Schleimbeutel, Blutgefässe, Lymphräume u. s. w.; und ist gleich diesen ausgekleidet von Endothel, also von einer epithel-ähnlichen Membran, deren Zellen keine echten (archiblastischen) Epithelien, sondern abgeplattete (parablastische) Bindegewebszellen ohne Zwischensubstanz sind. Um die Behauptung, dass das Coelom mit solchem „Endothel" und nicht mit „Epithel" ausgekleidet sei, zu rechtfertigen, stellt His eine neue Hypothese auf, die höchst characteristisch für seine vielgepriesene exacte Forschungs-Methode ist; nach dieser merkwürdigen Hypothese der „parablastischen Invasion" durchbrechen einwandernde Bindegewebs-Zellen des Parablasten massenhaft die Muskelwände der Darmwand und Leibeswand, um sich zwischen beiden auszubreiten und als seröse Häute die Leibeshöhle auszukleiden. Und leichten Herzens fügt His hinzu, dass diese „Bildungsweise seröser Flächen recht leicht verständlich und auch leicht durch die Beobachtung zu controlliren" sei. Bekanntlich spricht dafür nicht eine einzige zuverlässige Beobachtung und die rein aus der Luft gegriffene Hypothese ist an sich völlig unwahrscheinlich. Mit Recht fragt daher Oscar Hertwig am Schlusse seiner Abhandlung über das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere (p. 127), ob diese luftige Hypothese eine Probe für „die wirklich exacte, nicht auf blosse Schein-Eindrücke hinarbeitende Forschung" sei, für welche His nur allzusehr die mit Maassstab und Zirkel bewaffnete Embryologie allein zu halten geneigt ist?

Wie man sieht, besteht zwischen der Coelom-Theorie von Hertwig und der Parablasten-Theorie von His in keinem einzigen wesentlichen Punkte eine wirkliche innere Übereinstimmung; vielmehr stehen sich beide in allen principiellen Fragen ebenso schroff gegenüber, wie meine Gastraea-Theorie und His' Sartrical-Theorie. Ebensowenig besteht aber eine innere Übereinstimmung zwischen den Ursachen, welche beide annehmen. Indem die Gebrüder Hertwig am Schlusse ihrer Coelom-Theorie ihre Ansichten „Über die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung" darlegen, gelangen sie zu dem Ergebniss, dass alle verschiedenartigen ontogenetischen Processe sich in zwei Hauptgruppen zusammenfassen lassen: „Alle thierischen Formen sind 1) durch Lageverschiebung und 2) durch histologische Differenzirung von Zellen entstanden" (p. 123); betreffend die Lagever-

schiebung, so sind vor Allem „Ausstülpung und Faltenbildung wichtig, als der Ausdruck für ein ungleichmässiges Wachsthum epithelialer Lamellen"; und darauf fügen sie hinzu (p. 125): „Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, welche auch His in seinen „Briefen an einen befreundeten Naturforscher" entwickelt hat, bedürfen keines näheren Commentars, so selbstverständlich erscheinen sie."

Diesen letzteren Satz von Hertwig greift nun His triumphirend heraus und folgert daraus (p. 89) irrthümlich einen Übergang der Gebrüder Hertwig von ihrem phylogenetischen zu seinem tektogenetischen Standpunkte: „Ich freue mich sehr dieser Äusserung; denn noch ist es nicht so lange her, seitdem der gefeierte Lehrer der Gebrüder Hertwig gemeint hatte, derartige Vorstellungen seien „nur einer humoristischen Beleuchtung, keiner ernsthaften Widerlegung fähig" (Kalkschwämme I, p. 462). Dieser Satz von His zeigt nur aufs Neue, dass ihm für die verschiedenen Standpunkte Anderer alles Verständniss abgeht, und dass er sich nur an die äussere Schale der Erscheinung hält. Was Hertwig's dort mit Recht als selbstverständlich erklären, ist die Zurückführung der ontogenetischen Faltenbildung auf ungleichmässiges Wachsthum epithelialer Lamellen; als die wahre Ursache dieser ontogenetischen Erscheinungen aber betrachten sie verwickelte phylogenetische Processe; His hingegen, der die letzteren leugnet, erblickt darin die unmittelbare Folge von einfachen mechanischen Ursachen, Elasticität, Spannung u. s. w.

V. Leptogastrula und Pachygastrula.

Primäre und secundäre Eifurchung.

Wie oben bereits gezeigt wurde, ist der falsche „Parablast" von Waldeyer (1883, l. c.) identisch mit dem „Desmoblast" von Rauber (1877, l. c.) und etwas ganz anderes, als der echte Parablast von His (1868, l. c.). Beide Begriffe decken sich nur äusserlich, hinsichtlich des Gewebe-Materials (Blut- und Bindegewebe), welches aus einem besonderen Theile des Keims hervorgeht. Dieser Theil — der echte Parablast — ist nach His ein völlig selbständiger Organismus, der mit dem andern Keimtheile, dem Archiblasten, keinerlei primären Zusammenhang hat, aus ganz anderer Quelle entsteht, und erst secundär, durch Symbiose, mit ihm in Verbindung tritt. Nach Waldeyer hingegen stammen

sämmtliche Zellen des Keims, ebensowohl der ganze Parablast wie der ganze Archiblast, ausschliesslich von Zellen der beiden primären Keimblätter ab, wie ich in der Gasträa-Theorie 1872 zuerst behauptet habe; d. h. mit anderen Worten, der Parablast ist nur ein Theil des Archiblasten. Dieser Theil soll sich von dem anderen Theil genetisch nur dadurch unterscheiden, dass er durch secundäre, der letztere hingegen durch primäre Eifurchung entsteht. WALDEYER fasst das Wesentliche dieser Anschauung in folgenden Worten zusammen (l. c. p. 47): „Die Furchung sämmtlicher Eier derjenigen Thiere, bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt, läuft nicht in gleichmässiger Weise bis zu Ende ab, sondern man muss eine primäre und secundäre Furchung unterscheiden. Die erstere zerlegt das Ei, soweit es überhaupt furchungsfähig ist, in eine Anzahl Zellen, welche reif zur Gewebebildung sind. Diese bilden dann die primären Keimblätter. Ein Rest von unreifen Furchungszellen (bei den holoblastischen Eiern) oder von Ei-Protoplasma, welches noch nicht in Zell-Form übergeführt wurde (bei den meroblastischen), bleibt übrig. Weder diese unreifen Zellen, noch das nicht zu Zellen umgeformte Protoplasma treten für jetzt in den Bestand der Keimblätter ein. An diesem Material vollzieht sich vielmehr erst später eine weitere Zellbildung, die „secundäre Furchung." Die Kerne aller dieser, durch secundäre Furchung neugebildeten Elemente stammen in letzter Instanz vom Furchungskern ab. Das so (secundär) gewonnene Zellen-Material wandert zwischen die primären Keimblätter ein und wird zur Blut- und Bindesubstanz."

Diese Unterscheidung der primären und secundären Furchung, die man im Princip billigen könnte, besitzt in Wirklichkeit nicht entfernt die Bedeutung, welche ihr WALDEYER zuschreibt; denn sie gilt nur für die sogenannten meroblastischen Eier (im engeren Sinne) und für einen kleinen Theil der holoblastischen, nämlich für diejenigen, welche durch die stärkere Volums-Zunahme des Nahrungsdotters den Übergang zu den ersteren bilden; eine scharfe Grenze zwischen beiden ist ja ohnehin nicht zu ziehen. Hingegen giebt es keine secundäre Furchung bei einer sehr grossen Anzahl von niederen Thieren, bei denen WALDEYER eine solche annimmt.

Die Frage, welche hier zunächst zu beantworten ist, lautet: „Wann ist die primäre Furchung abgelaufen"? Ich beantworte diese Frage in Übereinstimmung mit WALDEYER dahin: „Sobald die beiden primären Keimblätter gebildet

sind." Die darauf folgende „secundäre Furchung" soll nun betreffen den übrig gebliebenen „Rest von unreifen Furchungszellen" (oder von Ei-Protoplasma, welches noch nicht in Zellform übergeführt wurde). Einen solchen „übrig bleibenden Rest von unreifen Furchungszellen", welche „für jetzt in den integrirenden Bestand der Keimblätter nicht eintreten, vielmehr erst später eine weitere Zellenbildung, die „secundäre Furchung" bewirken", nimmt WALDEYER nun für sämmtliche Thiere an, „bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt." Diese Annahme ist aber ganz irrthümlich, indem sehr zahlreiche derartige Thiere keine Spur eines solchen Restes von unreifen Furchungszellen besitzen, vielmehr nach Ausbildung der Gastrula mit den beiden primären Keimblättern sämmtliche Furchungszellen vollständig darin aufgegangen sind. Da nun WALDEYER aus jener irrthümlichen Annahme weitreichende allgemeine Schlüsse zieht, wird es nöthig sein, sie hier im Einzelnen zu widerlegen.

Um volle Klarheit in dieser etwas verwickelten Frage zu schaffen, wird es gut sein, zunächst rein anatomisch (— ganz abgesehen von der Modalität der Eifurchung —) zwei verschiedene Hauptformen der Gastrula zu unterscheiden, welche nicht mit den früher unterschiedenen Arten derselben zusammenfallen[1]). Ich will diese beiden Hauptformen der Kürze halber als *Leptogastrula* und *Pachygastrula* bezeichnen. Unter Leptogastrula verstehe ich alle diejenigen Gastrula-Formen, deren beide primäre Keimblätter ganz einfache einschichtige Epithelien sind, und deren Körper nach abgelaufener Furchung keinerlei andere Elemente enthält, weder Reste von unreifen Furchungszellen, noch Reste von ungefurchtem Eiprotoplasma. Hingegen fasse ich unter dem Begriffe Pachygastrula alle diejenigen Gastrula-Formen zusammen, welche jenem Begriffe nicht entsprechen, bei denen also entweder *a*, eines der beiden primären Keimblätter (— oder beide, gewöhnlich nur das gastrale —) schon während der Gastrulation nicht einschichtig bleibt, sondern mehrschichtig wird; oder *b*, ein Rest von unreifen Furchungszellen neben oder zwischen den beiden primären Keimblättern übrig bleibt; oder *c*, nach abgelaufener Furchung ein kleinerer oder grösserer Rest von unverbrauchtem Ei-Protoplasma und Nahrungsdotter übrig bleibt (Meroblastische Eier).

---

[1]) Über die Hauptformen der Gastrula vergl. Gastraea-Theorie p. 65 ff. und Anthropogenie, VIII. Vortrag.

A. Die Leptogastrula umfasst, mit Rücksicht auf meine frühere Eintheilung, 1) sämmtliche *Archigastrulae*, durch primordiale oder aequale Furchung entstanden; und 2) einen grossen Theil der *Amphigastrulae*, durch inaequale Furchung entstanden. Es gehört hierher also der grösste Theil der holoblastischen Eier (— aber nicht alle! —). Nach WALDEYER würden zu dieser Kategorie alle Eier zu rechnen sein, bei denen nur primäre, keine secundäre Furchung stattfindet. Besonders hervorzuheben ist noch, dass die verschiedene Grösse der Furchungszellen, die bei manchen Formen der *Leptogastrula* (namentlich im Entoblast) sehr beträchtlich wird, von keiner Bedeutung für ihren Begriff ist, dieser vielmehr allein bestimmt wird durch die Einschichtigkeit der beiden epithelialen primären Keimblätter, und den völligen Mangel jeglicher Furchungsreste, seien es unreife, später erst sich theilende Furchungszellen, oder Dotterreste u. s. w.

B. Die Pachygastrula umfasst 1) sämmtliche Gastrula-Formen der meroblastischen Eier (*Merogastrula*), gleichviel ob dieselben durch discoidale Furchung (*Discogastrula*) oder durch superficiale Furchung (*Perigastrula*) entstanden sind, 2) aber auch einen grossen Theil der *Amphigastrulae* (durch inaequale Furchung entstanden); nämlich jene Amphigastrula-Formen, bei denen schon während der Gastrulation eines oder beide primäre Keimblätter ihren einfachen einschichtigen Character verlieren. Während diese letzteren sich einerseits unmittelbar durch zahlreiche Übergangsformen an die *Merogastrula* der meroblastischen Eier anschliessen, so anderseits durch viele Zwischenstufen an die *Archigastrula* der archiblastischen Eier mit regulärer totaler Furchung; diese letztere halte ich phylogenetisch für die älteste Form und für den gemeinsamen Ausgangspunkt aller anderen Formen (vergl. meine Anthropogenie, III. Aufl. p. 150, 194, Taf. II, III). Nach WALDEYER würden alle Eier, welche eine secundäre Furchung erleiden, zur Kategorie der Pachygastrula gehören.

Gehen wir nun in rascher Uebersicht die ganze Reihe der Metazoen durch, um uns zu überzeugen, ob wirklich, WALDEYER'S Ansicht entsprechend, bei allen Thieren, „bei denen überhaupt eine Blut- und Bindesubstanz vorkommt", eine secundäre Furchung, d. h. eine Pachygastrula existirt (l. c. p. 47). Hier treffen wir nun zunächst bei ihm die auffallende Behauptung, „dass die parablastischen Gewebe, und besonders die Bindesubstanzen, erst im Vertebraten-Stamme ihre volle Ausbildung erreichen; den niede-

ren Formen der Coelenteraten fehlt dagegen noch jede Bindesubstanz, und es ist sogar fraglich, ob man bei ihnen überhaupt von parablastischen Bildungen reden darf" (l. c. p. 73). Hierauf ist zu erwidern, dass bei der Hauptmasse der Coelenteraten, — nur eine geringe Zahl ältester Formen ausgenommen — echte Bindesubstanz (in sehr mannichfaltigen Modificationen) bei weitem den grössten Theil des Körpers bildet[1]), so bei allen Korallen, den acraspeden Medusen, den Ctenophoren u. s. w.[2]). Wie besonders RICHARD HERTWIG gezeigt hat, spielt gerade in diesem Stamme — trotzdem Blutgefässe völlig fehlen — das Mesenchym (oder der unechte Parablast von WALDEYER) die grösste Rolle und erzeugt z. B. bei den Ctenophoren eine Menge der verschiedensten Bildungen; isolirte Mesenchym-Zellen wandern massenhaft (theils erst nach vollendeter Gastrulation, theils schon während derselben) aus den beiden primären Keimblättern aus, treten in die mesodermale, zwischen beiden abgeschiedene Gallerte ein und geben zahlreichen verschiedenen Formen der Bindesubstanz (Gallertgewebe, Schleimgewebe, Fasergewebe, Netzgewebe etc.) den Ursprung. Die Gastrula scheint bei der Mehrzahl der Coelenteraten eine Pachygastrula (— und zwar meistens eine mässig modificirte Amphigastrula —) zu sein; daneben kommt jedoch auch vielfach eine echte Leptogastrula vor; so bei vielen Spongien, Hydropolypen, Medusen etc.

In dem vielgestaltigen Stamme der Würmer tritt meistens die Entwicklung der Bindesubstanz viel weniger auffällig hervor als bei den Coelenteraten. Dagegen treffen wir hier zum ersten Male die Haemal-Gewebe, unter welcher Bezeichnung wir kurz die characteristischen histologischen Elemente des Blutgefäss-Systems (Lymphzellen, Blutzellen, bindegewebige und musculöse Wand der Lymph- und Blutgefässe, sowie endotheliale Auskleidung derselben) zusammenfassen wollen. Nur die coelomlosen Scoleciden (Platoden, Bryozoen, Rotatorien) und ein kleiner Theil der Coelelminthen entbehren noch des Haemal-Gewebes, gleich sämmtlichen Coelenteraten, besitzen aber zum Theil eine sehr entwickelte Bindesubstanz. Die Gastrula scheint auch hier (alle Würmer übersichtlich zusammengenommen) meistens eine mehr oder minder modificirte Amphigastrula zu sein; sie fällt

---

[1]) KÖLLIKER, Die Bindesubstanz der Coelenteraten. Icones histologicae II. Abtheil. 1866.

[2]) RICHARD HERTWIG, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jena 1880.

theils unter den Begriff der Pachygastrula, theils der Leptogastrula; durch eine typische primordiale Leptogastrula ist z. B. Sagitta ausgezeichnet.

Die Mollusken zeigen die Entwickelung des Connectiv-Gewebes (— worunter wir alle verschiedenen Formen der Bindesubstanz verstehen —) in reichlicher und mannigfaltiger Ausbildung, und ebenso besitzen alle ein entwickeltes Haemal-System. Die Mesenchymbildung, welche die Quelle von beiden ist, spielt bei diesen Pseudocoeliern wiederum die grösste Rolle und geht von den beiden bilateralen „Urzellen des Mesenchyms" an der Urmundlippe aus, deren hohe Bedeutung durch die trefflichen Arbeiten von Carl Rabl nachgewiesen worden ist [1]). Dennoch besitzen viele Mollusken (z. B. *Unio, Limnaeus*) eine reine Leptogastrula; bei der Mehrzahl scheint eine Pachygastrula vorzukommen (meistens als modificirte Amphigastrula, bei den Cephalopoden als Discogastrula). Je grösser der Nahrungs-Dotter wird, desto früher treten jene Mesenchym-Urzellen aus dem Entoderm aus.

Die Echinodermen widerlegen die Behauptung von Waldeyer am klarsten; denn in diesem Thierstamm spielt wiederum das Connectiv die grösste Rolle; das eigenthümliche Skelet-Gewebe dieser Thiere mit seiner characteristischen Gitterstructur, welches wir kurz Clathral-Gewebe nennen wollen, und welches eines ihrer wichtigsten Organ-Systeme aufbaut, ist nur eine eigenthümliche Verkalkungsform der Bindesubstanz. Ebenso ist auch das Haemal-System hier allgemein entwickelt. Und dennoch besitzen viele Echinodermen eine reine Leptogastrula; bei vielen anderen geht dieselbe in die Pachygastrula über, indem schon während der Gastrulation Mesenchym-Zellen aus dem einfachen Epithelial-Verbande der beiden primären Keimblätter ausscheiden und in die homogene, zwischen beiden abgesonderte Gallertmasse eintreten („Secret-Gewebe" von Heusen). Man vergleiche hierüber besonders die ausgezeichneten neuesten Abbildungen von Selenka, die nebst denjenigen von Rabl mit Bezug auf Genauigkeit der Beobachtung und Naturtreue der künstlerischen Darstellung vielleicht alle bisherigen Gastrulations-Tafeln übertreffen [2]).

Bei den Gliederthieren ist Connectiv- und Haemal-Ge-

---

[1]) Carl Rabl, Entwickelungsgeschichte der Süsswasser-Pulmonaten, der Tellerschnecke und der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. f. Nat. 1875—1877 Bd. VII—X.

[2]) Emil Selenka, Studien zur Entwickelungsgeschichte. II. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. 1883.

webe meistens schwach entwickelt (in Correlation zu der starken Ausbildung der stellvertretenden Cuticular-Skelete). Dennoch tritt hier meistens frühzeitig Mesenchymbildung auf. Bei der grossen Mehrzahl liefern die mesoblastischen Eier eine stark modificirte Pachygastrula; aber dennoch hat sich in einzelnen Gruppen (sowohl bei Crustaceen als auch bei Tracheaten) die Leptogastrula erhalten.

Die Tunicaten zeichnen sich vor allen anderen Thierstämmen dadurch aus, dass Mesenchym-Zellen an der äusseren Oberfläche des Exoblasten aus dessen Epithel-Verband austreten und mit der abgesonderten Cellulose-Cuticula zusammen jene merkwürdige äussere Tunica bilden, die histologisch betrachtet unzweifelhaft ein Connectiv darstellt; ein exodermales „Exenchym", dessen verschiedene Modificationen diejenigen der gewöhnlichen, mesenchymatösen Bindesubstanz wiederholen. Ausserdem besitzen die Tunicaten auch ein entwickeltes Haemal-Gewebe. Und trotzdem finden wir bei vielen Ascidien und anderen Tunicaten eine reine Leptogastrula, ohne Spur von secundärer Furchung, während bei vielen anderen eine Pachygastrula mehr oder minder frühzeitig erscheint.

Die Wirbelthiere endlich, welche hier natürlich besonders ins Gewicht fallen, gehören gleich den Echinodermen (— und in besonderem Gegensatze zu den Gliederthieren —) zu denjenigen Thierstämmen, bei denen das Connectiv als skeletbildende Substanz die grösste Rolle spielt und bei denen ausserdem noch das Haemal-Gewebe besonders entwickelt ist. Hier stossen wir nun zunächst auf die entscheidende Thatsache, dass die Acranier trotzdem eine Leptogastrula besitzen. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen von Hatschek[1]), welche die Entdeckungen von A. Kowalevsky in erwünschtester Weise ergänzen, kann es nicht mehr zweifelhaft sein, dass Amphioxus eine reine Leptogastrula besitzt; ihr Körper besteht nach vollendeter Furchung einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern, und jedes derselben bildet eine einzige, ganz einfache Epithelschicht. Von übrig gebliebenen Furchungsresten (unreifen Furchungszellen oder Dotterzellen) ist nicht die geringste Spur vorhanden. Die Mesenchym-Zellen, welche Blut- und Bindegewebe erzeugen, treten erst viel später auf, nachdem bereits die beiden lateralen Coelom-

---

[1]) Hatschek, Entwicklung des Amphioxus. Arb. Zoolog. Institut. Wien 1881. Tom. IV.

Taschen aus dem Urdarm hervorgewachsen sind. Der palingenetische Amphioxus zeigt also auch hier wiederum auf das Deutlichste die Urquelle, von welcher wir die cenogenetische Keimform der *Craniota* abzuleiten haben; alle diese übrigen Wirbelthiere zeigen eine mehr oder minder modificirte Pachygastrula, und es ist von hohem Interesse, dass selbst heute noch die verschiedenen Formen derselben eine zusammenhängende phylogenetische Reihe darstellen: einerseits die wenig modificirte Amphigastrula der Cyclostomen und Ganoiden, anderseits die stärker modificirte der Amphibien, welche zu der meroblastischen Discogastrula der Reptilien und der aus ihnen hervorgegangenen Vögel hinüberführt. Die analoge Discogastrula der Teleostier ist aus der Amphigastrula der Ganoiden hervorgegangen. Die eigenthümliche Amphigastrula der Säugethiere bereitet zur Zeit noch die grössten Schwierigkeiten, indem die interessanten Untersuchungen von Ed. van Beneden, Rauber, Kupffer, Selenka u. A. in wichtigen Punkten sich widersprechen. Indessen stimmen sie doch fast Alle darin überein, dass auch bei den Säugethieren eine echte Gastrula vorhanden sei. Jedenfalls ist dieselbe stark cenogenetisch modificirt; ich leite sie (— wie ich schon 1877 bemerkte —) phylogenetisch von einer Discogastrula älterer Mammalien-Ahnen (— vielleicht der gemeinsamen Stammform der Amnioten? —) ab, deren mächtiger Nahrungsdotter rückgebildet wurde, seitdem die Ernährung des Embryo durch die mütterlichen Blutgefässe in seine physiologische Function eintrat. Nach meiner Ueberzeugung waren die älteren Vorfahren der Säugethiere ovipare Amnioten mit grossem Nahrungsdotter.

Die vorstehende Uebersicht über die Gastrulation der verschiedenen Thierstämme (— für welche die einzelnen Belege leicht in den zahlreichen ontogenetischen Monographien des letzten Decenniums zu finden sind —) zeigt, dass der weitreichende, oben angeführte Satz, in welchem Waldeyer das Wesentliche seiner Anschauung zusammenfasst, völlig unhaltbar ist. In sämmtlichen Stämmen des Thierreichs finden sich nahe verwandte Formen, von denen die einen eine Leptogastrula (ohne secundäre Furchung) und die anderen eine Pachygastrula (mit secundärer Furchung) bilden; und dennoch entwickeln die erstern dieselben Bindegewebe (und zum grössten Theile auch Blutgewebe), wie die letzteren. Der besondere, nach Bildung der beiden primären Keimblätter „übrig gebliebenen Rest von unreifen Furchungszellen“, aus welchen diese „parablastischen Gewebe“ ausschliesslich hervorgehen

sollen, findet sich nur bei den letzteren, nicht bei den ersteren. Zugleich geht aber daraus klar hervor, dass der „Desmoblast", den Waldeyer „Parablast" nennt, nicht der Parablast von His ist, sondern unter den Begriff des „Mesenchyms" im weiteren Sinne fällt.

Auffallender Weise geht Waldeyer (l. c. p. 51) über diesen wichtigsten Punkt flüchtig hinweg und bemüht sich nur auf einer Seite ganz kurz, die Unterschiede seiner „in manchen Punkten mit der Lehre Hertwig's übereinstimmenden Auffassung" hervorzuheben, während er fünfzig Seiten dem vergeblichen Versuche widmet, seine Uebereinstimmung mit His „in der Hauptsache" nachzuweisen. Seine entscheidenden Worte lauten: „Darin liegt eben der Hauptunterschied meiner Auffassung von der der Brüder Hertwig, dass meine Parablast-Zellen von Elementen abstammen, welche noch zum Furchungs-Material gehören, während ihre Mesenchym-Zellen schon Bestandtheile der Keimblätter waren oder doch von solchen herrühren". Wir haben soeben gezeigt, dass jene Auffassung für die Wirbelthiere ebenso wenig als für irgend einen anderen Stamm des Thierreichs berechtigt ist, dass vielmehr überall Mesenchym-Zellen ebensowohl aus dem bereits gebildeten Epithel-Verbande der fertigen Keimblätter austreten, als sie in gewissen Abtheilungen aus „unreifen Furchungszellen" direct entstehen können.

Ein weiterer Differenz-Punkt betrifft die histologischen Producte des Mesenchyms. Die Gebrüder Hertwig lassen daraus nicht allein Bindegewebe und Blut entstehen, sondern Muskel-, Nerven- und andere Gewebe; sie betrachten die Mesenchym-Zellen als indifferente Bildungszellen, die durch Anpassung an verschiedene Functionen — nach dem Princip der Arbeits-Theilung der Zellen oder der Gewebs-Differenzirung — sich ebenso zu verschiedenen Special-Geweben entwickeln können, wie die Bildungszellen der primären Keimblätter. Waldeyer hingegen theilt die Ansicht von His, dass sein „Parablast" — Raubers „Desmoblast" — ausschliesslich Blut- und Bindegewebe entstehen lasse. Dass die phylogenetisch motivirte und durch zahlreiche sorgfältige Beobachtungen begründete Ansicht von Hertwig auch hier im Recht ist, scheint mir nicht mehr zweifelhaft angesichts der zahlreichen zustimmenden Angaben, welche die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen der letzten Jahre bei den Medusen, Ctenophoren, Würmern, Mollusken, Echinodermen u. s. w. zu Tage gefördert haben.

VI. Die Primitiv-Organe der Thiere.

Die Entwicklungs-Probleme, welche in den vorhergehenden Abschnitten erörtert wurden, haben naturgemäss mehr und mehr zu einer der wichtigsten Fragen der allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Thiere hingeführt, zur Frage nach der Bedeutung und Entstehung der Primitiv-Organe der Thiere, und so sehen wir denn auch in den neuesten bezüglichen Schriften von HERTWIG, KÖLLIKER, WALDEYER, HIS u. s. w. diese Frage mehr oder minder eingehend erörtert. Die vielen und auffallenden Widersprüche, welche hierbei zu Tage treten, und welche zum Theil die wichtigsten Principien berühren, veranlassen uns, auch hier darauf zurückzukommen und den Versuch zu einer Klärung derselben zu unternehmen. Nach unserer Ansicht muss es sich dabei vor allem um die Entscheidung der Frage handeln, was man eigentlich unter einem Primitiv-Organ versteht?

Der Begriff des Primitiv-Organs wird von den genannten und anderen Autoren abwechselnd bald in histologischem, bald in morphologischem, bald in physiologischem Sinne gebraucht; und viele Unklarheiten und Missverständnisse sind dadurch entstanden, dass man diese verschiedenen Seiten der Frage nicht gehörig aus einander gehalten hat. Viel wichtiger aber, und nach meiner Ansicht vor allem Anderen zu entscheiden, ist die Frage, ob man den Begriff des Primitiv-Organs in rein ontogenetischem Sinne gebraucht, wie KÖLLIKER und HIS, oder ob man demselben zugleich eine causale phylogenetische Bedeutung beimisst, wie HERTWIG und ich. Die Entscheidung dieser Frage ergiebt sich sofort, wenn man die Beziehung der beiden entgegengesetzten Standpunkte zur Descendenz-Theorie und vor Allem zum biogenetischen Grundgesetz in Betracht zieht.

Alle Biologen, welche das Primitiv-Organ in rein ontogenetischem Sinne auffassen, und von einer phylogenetischen Bedeutung desselben Nichts wissen wollen, sind entweder entschiedene Gegner der Descendenz-Theorie als solcher (wie HIS), oder sie fassen dieselbe in einem Sinne auf, welcher ihrer Widerlegung gleich kommt (wie KÖLLIKER). Von HIS habe ich schon 1875 in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ und weiterhin im 24. Vortrage meiner Anthropogenie gezeigt, dass seine tectogenetische Auffassung der

Keimungs-Processe der Descendenz-Theorie auf das Schroffste gegenüber steht und eine Vermittlung zwischen beiden undenkbar ist. Nicht anders steht es aber im Grunde mit KÖLLIKER, obgleich es nach einzelnen widersprechenden Aeusserungen desselben scheinen könnte, als ob er wenigstens ein bedingter Anhänger derselben wäre.

Um diese principiellen Gegensätze in der Beurtheilung der Entwicklungsgeschichte richtig zu würdigen, darf man sich nicht durch die unmotivirten Lobsprüche blenden lassen, welche KÖLLIKER und HIS gelegentlich DARWIN spenden; es sind das äusserliche Concessionen an die mächtig fortschreitende Ausbreitung und Vertiefung des Darwinismus, welche dieser weder wünscht noch bedarf[1]). Die sämmtlichen Schriften der genannten Naturforscher beweisen, dass ihnen das innere Verständniss desselben fremd geblieben ist; am deutlichsten geht dies daraus hervor, dass sie den Causal-Nexus zwischen Ontogenie und Phylogenie nirgends verwerthen. Statt die zahlreichen und werthvollen Ursachen, welche die phylogenetische Theorie — und vor Allem das biogenetische Grundgesetz — zur mechanischen Erklärung der ontogenetischen Thatsachen darbietet, anzuerkennen und anzuwenden, schliessen sie dieselben völlig aus, und versuchen sich statt dessen in pseudomechanischen Erklärungen, welche mit jeder Descendenz-Theorie unvereinbar sind.

Was nun zunächst KÖLLIKER's Entwicklungs-Theorie betrifft, so bin ich in meinen früheren Schriften flüchtig darüber hinweggegangen, und habe den Kampf gegen dieselbe absichtlich vermieden. Da jedoch KÖLLIKER neuerdings (1882, l. c. p. 43, 44) seinen principiellen Gegensatz gegen den Darwinismus schärfer formulirt und seit zwei Jahren überdies für zweckmässig erachtet, meine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte — das Product vieljähriger angestrengter Arbeiten — überhaupt aus der Littera-

---

[1]) Viele von diesen Lobeserhebungen auf DARWIN sind reichlich gewürzt mit Seitenhieben auf mich und auf andere Anhänger des Darwinismus, denen „Uebertreibung und Entstellung“ desselben vorgeworfen wird. Es wäre doch sehr erwünscht, wenn endlich einer dieser Gegner einmal näher erörterte, worin dieser sogenannte „Hyper-Darwinismus“ eigentlich besteht? Entweder giebt es eine Phylogenie oder es giebt keine! Entweder entwickelt sich die organische Welt phylogenetisch oder nicht! Zwischen dieser Alternative giebt es keine ehrliche Vermittlung!

tur zu eliminiren [1]), liegt für mich kein Grund mehr vor, jenen fundamentalen Gegensatz schweigend zu übergehen; vielmehr halte ich es im Interesse der Sache für geboten, nunmehr die Unvereinbarkeit beider Standpunkte auch meinerseits anzuerkennen. KÖLLIKER behauptet zwar, selbst ein Anhänger der Descendenz-Theorie zu sein; er versteht darunter aber ganz etwas Anderes, als der heutige Transformismus, und als DARWIN, zu dem er sich selbst in ausgesprochenen Gegensatz stellt.

Die ganz eigenthümliche „polyphyletische" Descendenz-Theorie von KÖLLIKER ist zuerst 1864 in seinem Aufsatze „über die DARWIN'sche Schöpfungs-Theorie" [2]) aufgestellt und sodann sehr ausführlich in seinen „Schlussbemerkungen zur Anatomisch-systematischen Beschreibung der Alcyonarien" (I. Pennatuliden) dargelegt worden [3]). Die sorgfältige Lectüre dieser beiden Schriften — und besonders der zusammenfassenden ersteren — ist allen Naturforschern sehr zu empfehlen, welche sich für die hier erörterten Probleme interessiren. Der Kern derselben lässt sich kurz etwa in folgenden Sätzen zusammenfassen: 1. Die organischen Arten oder Species sind nicht durch allmähliche Umbildung aus gemeinsamen Stammformen hervorgegangen, sondern durch sprungweise Entwicklung. 2. Die Ursachen dieser Entwicklung liegen nicht in der Wechselwirkung der Anpassung und Vererbung, sondern in einem unbekannten grossen allgemeinen Entwicklungsgesetze. 3. Unter dem Einflusse dieses unbekannten Entwicklungsgesetzes „bringen die Geschöpfe aus von ihnen gezeugten Keimen andere abweichende hervor" (— „Theorie der heterogenen Zeugung" —).

---

1) In seinen beiden neuesten Schriften über Entwicklungsgeschichte, in der Würzburger Festschrift über „die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens" (1882) und in der Abhandlung über „die embryonalen Keimblätter und die Gewebe" (1884) ignorirt KÖLLIKER meine ausführlichen, darauf bezüglichen Arbeiten absichtlich vollständig, trotzdem die sonstige betreffende Litteratur eingehend berücksichtigt wird. Weder mein Name, noch irgend eine meiner Schriften wird darin genannt, obwohl die in beiden Abhandlungen behandelten allgemeinen Probleme grösstentheils von mir zuerst (vor 12 Jahren) formulirt, und in meiner „Gastraea-Theorie" und „Anthropogenie" zuerst vom phylogenetischen Standpunkte aus beleuchtet worden sind.

2) Zeitschr. für wiss. Zool. XIV, p. 175.

3) Abhandl. der Senkenberg. Gesellsch. Bd. VII, VIII, p. 384—453. Frankfurt a. M. 1872.

4. Die morphologische Aehnlichkeit der Organe, welche die vergleichende Anatomie bei Thieren einer natürlichen Hauptgruppe (z. B. Wirbelthieren) als Homologie bezeichnet, liefert keine Beweise für eine gemeinsame Abstammung derselben. 5. Die morphologische Uebereinstimmung in der Anlage der Organe, welche die vergleichende Ontogenie bei allen Gliedern einer solchen Hauptgruppe (z. B. Wirbelthieren) nachweist und welche im „biogenetischen Grundgesetze" ihre causale Erklärung findet, liefert keine Beweise für eine gemeinsame Abstammung derselben; „die Phylogenie wirft in keinerlei Weise ein bestimmtes Licht auf die Ontogenie" (und umgekehrt!). 6. Aus den Thatsachen der Vererbung und Anpassung „ergiebt sich nicht die geringste Einsicht in die Gesetze der Entwicklung".

Schon aus diesen wenigen Sätzen ergiebt sich, dass Kölliker die ganze Entwicklung der organischen Welt völlig anders auffasst, als wir. Als weiterer Beleg dafür sei nur noch angeführt, dass nach seiner Ansicht „Darwin im vollsten Sinne des Wortes Teleolog ist" und dass der Hauptfehler des Darwinismus seine vollendete Teleologie ist. Nach der Ansicht vieler Anderer, zu denen auch ich gehöre, ist umgekehrt Kölliker's Entwicklungs-Theorie die nackte Teleologie und es bleibt ein Hauptverdienst Darwin's, durch seine mechanische Selections-Theorie die landläufige Teleologie gründlichst vernichtet zu haben. Indessen ist der Hauptpunkt, um den es sich hier handelt, nicht die Selections-Theorie (— welche Kölliker für verfehlt hält —), sondern die brennende Frage, ob es einen directen ursächlichen Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie giebt? Nach Kölliker ist ein solcher, durch die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung bedingter Causal-Nexus zwischen der embryonalen Entwicklung des Individuums und der Stammes-Entwicklung seiner Vorfahren absolut nicht vorhanden, während er nach meiner Ueberzeugung die allerhöchste Bedeutung besitzt.

Um Kölliker's Ansicht über diesen wichtigsten Punkt klar zu verstehen, ist vor Allem auf die merkwürdige Erörterung zu verweisen, die er in der II. Auflage seiner „Entwicklungsgeschichte des Menschen" (1876, p. 390—399) meinem biogenetischen Grundgesetze, und im Gegensatze dazu der mathematischen Begründung der Ontogenie durch His widmet. Während er mit His „im Wesentlichen übereinstimmt und offenbar mehr nur in der Auffassung der Einzelvorgänge abweicht" (p. 397),

behauptet er gleichzeitig, dass die „Darwin-Haeckel'schen Lehren sicherlich nicht durch Thatsachen bestätigt sind", und durch seine „Lehren von einer sprungweisen Entwicklung aus inneren Ursachen" widerlegt werden; endlich führt er „als letztes und gewichtigstes Argument nun noch das in's Feld, dass nach seiner Meinung die Darwin-Haeckel'sche Phylogenie der Wahrheit nicht entspricht" (p. 393).

Vor diesem „letzten und gewichtigsten Argument" muss ich allerdings leider die Waffen strecken; denn wenn unsere Phylogenie nicht richtig ist, dann „entspricht sie auch nicht der Wahrheit". Jedenfalls ist sie völlig unvereinbar mit der entgegengesetzten Theorie Kölliker's von der „sprungweisen Entwickelung aus inneren unbekannten Ursachen"[1]). An irgend eine „Vermittelung" zwischen meiner phylogenetischen Entwickelungs-Theorie und der tectogenetischen von Kölliker ist eben so wenig zu denken, als an eine Vermittelung zwischen der ersteren und der „mathematischen" Sartrical-Theorie von His. Freilich scheint mir auch eine Vermittelung zwischen dieser letzteren und der „heterogenen Saltuar-Theorie" völlig ausgeschlossen. Ich kann zwischen beiden nur das Gemeinsame finden, dass sie auf jede Erklärung der Ontogenie durch phylogenetische Processe Verzicht leisten.

Viele und grosse Naturforscher haben seit Jahrhunderten ihre Vorstellung von einer stetigen und zusammenhängenden Entwickelung der Natur in dem Satze ausgedrückt: *„Natura non facit saltus"*. Kölliker bestreitet dessen Gültigkeit und stellt ihm gegenüber für die ganze Entwickelung der organischen Wesen das umgekehrte Princip auf: „*Natura ubique facit saltus*". Und was das Wichtigste ist, diese „sprungweise Entwickelung" (— nach unserer Ansicht eine *„contradictio in adjecto"* —) geschieht nach

---

[1]) Da der sprungweise Gang der Entwickelung, im Gegensatz zum continuirlichen, von Kölliker selbst als das Hauptmoment seiner tectogenetischen Theorie angesehen wird, so bezeichnen sie einige Morphologen neuerdings kurz als die „phylogenetische Sprung-Theorie" (*Theoria saltuaris*). Ich muss leider gestehen, dass ich trotz wiederholten und aufmerksamen Lesens aller Abhandlungen, welche Kölliker seit 20 Jahren über seine „Saltuar-Theorie" veröffentlicht hat, ausser Stande bin, ihren Gedankengang zu verstehen. Es geht mir in dieser Beziehung ebenso, wie Kölliker mit meinem biogenetischen Grundgesetz.

„einem unbekannten grossen Entwickelungsgesetz“. Der berühmte Würzburger Histologe nimmt also DARWIN gegenüber eine ähnliche Stellung ein, wie vor 54 Jahren CUVIER gegenüber GEOFFROY ST. HILAIRE; seine „Saltuar-Theorie“ steht auf demselben Boden wie die Katastrophen-Theorie CUVIER's, die in L. AGASSIZ ihren letzten Vertreter gefunden zu haben schien.

Gleichviel übrigens, wie man die Stellung der Saltuar-Theorie und der Sartrical-Theorie zur Phylogenie beurtheilt, jedenfalls machen die Urheber jener tectogenetischen Theorien nur in seltenen Fällen einen ernstlichen Versuch, dieselben durchgreifend für die Ontogenie als Erklärungs-Princip zu verwerthen. Die einzigen derartigen Versuche von KÖLLIKER und HIS haben meines Wissens keinen nachhaltigen Erfolg gehabt, trotz ihres hohen philosophischen Interesses. Vergeblich hat KÖLLIKER als Beweise für seine „heterogene Sprung-Theorie“ den Generationswechsel, die Metamorphose, die Formverschiedenheit beider Geschlechter, den Polymorphismus der coloniebildenden Insecten angeführt (1864 l. c. p. 183); alle diese Thatsachen führen uns nicht zur Erklärung der Ontogenie, sondern können selbst nur mit Hülfe der Phylogenie erklärt werden. Vergeblich hat HIS zum Beweise seiner „exacten Schneider-Theorie“ die rudimentären Organe auf Höllenlappen, die 4 Wirbelthier-Beine auf die 4 Ecken eines Brief-Couverts, die Form des Medullarrohrs auf einen gebogenen und geknickten Gummischlauch zurückgeführt u. s. w.; alle diese „genialen Conceptionen“ haben absolut Nichts zur Erklärung der Ontogenie beigetragen, und mit jeder Phylogenie sind sie ohnehin unverträglich. Natürlich ist auch in sämmtlichen ontogenetischen Arbeiten von HIS und KÖLLIKER bei keinem einzigen Organ der ernstliche Versuch einer phylogenetischen Erklärung gemacht, insbesondere nicht bei den vielumstrittenen Primitiv-Organen.

Grade die Streitigkeiten über diese fundamentalen Primitiv-Organe zeigen aber auf das Schlagendste, wie die Ontogenie der Phylogenie gar nicht mehr entbehren kann, sobald sie vergleichend eine grössere Summe von ähnlichen Entwickelungs-Vorgängen bei verschiedenen Thieren zusammenfasst und sich nicht auf die monographische Ontogenie eines einzelnen Thieres beschränkt: Die vergleichende Ontogenie wird von selbst zur Phylogenie; denn sie ist gezwungen, die palingenetischen Erscheinungen von den cenogenetischen zu unterscheiden; die ersteren, die auf der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren beruhen, sind durch Vererbung von diesen

auf die verschiedenen stammverwandten Nachkommen übertragen (z. B. bei den Wirbelthieren die Chorda, die Kiemenbogen, Urnieren u. s. w.); die cenogenetischen Veränderungen hingegen, welche als „Störungen oder Fälschungen" den ursprünglichen, palingenetischen Entwickelungsgang mehr oder weniger modificiren, beruhen auf der Anpassung an verschiedene äussere Bedingungen der Entwickelung (z. B. Nahrungsdotter, Amnion, Allantois etc.) [1]).

Indem wir jetzt zu einer näheren Bestimmung der Primitiv-Organe übergehen, wollen wir zunächst die Frage zu beantworten versuchen, ob es ein gemeinsames ältestes Primitiv-Organ für sämmtliche Metazoen giebt — also für sämmtliche Thiere, nach Ausschluss der Protozoen. Wir müssen hierbei bis auf die äusserste Grenze dieser beiden Reiche zurückgehen, also phylogenetisch aufgefasst, bis zu jenem Stadium, in welchem zuerst der einfachste Metazoen-Organismus sich aus den Protozoen hervorbildete. Als eine solche Grenzform beider Zustände betrachte ich die Blastaea [2]), deren einstige Existenz durch die heutige Keimform der Blastula (oder *Blastosphaera*) bewiesen wird: eine einfache Hohlkugel (mit structurloser Gallerte oder Flüssigkeit erfüllt), deren Wand von einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen gebildet wird; diese Zellenschicht ist ein Flimmer-Epithel einfachster Art und wird bei den entsprechenden Keimformen als Keimhaut oder *Blastoderma* bezeichnet. Dieses „Urkeimblatt" oder Blastoderm ist das älteste gemeinsame Primitiv-Organ aller Metazoen [3]). Histo-

---

[1]) Der Ausdruck „Fälschung" zur Bezeichnung der cenogenetischen Abänderungen, welche durch embryonale Anpassung in den ursprünglichen und erblichen, palingenetischen Entwickelungsgang eingeführt werden, hat zu vielen seltsamen und bedauerlichen Missverständnissen Veranlassung gegeben. Es wäre daher zweckmässiger, den Begriff jener „Fälschung", den ich Fritz Müller's bahnbrechender Schrift „Für Darwin" entnommen hatte, durch „cenogenetische Störung" zu ersetzen.

[2]) Die Blastaea hatte ich anfänglich als *Planaea* bezeichnet, um dadurch Anschluss an die früher herrschende Bezeichnung meiner *Blastula* als *Planula* zu erhalten (Anthropogenie I. Aufl. 1874, p. 391). Da jedoch der ontogenetische Begriff der *Blastula* sehr bald allgemeinen Eingang fand, habe ich bald darauf die entsprechende phylogenetische Form mit dem Namen *Blastaea* belegt (Anthropogenie, III. Aufl. 1877, p. 426); Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1875, Bd. IX, p. 493.

[3]) Ueber den Begriff des „Urkeimblattes" vergl. meine Mono-

graphisch betrachtet ist das Blastoderm ein einfaches Epithel, histogenetisch das gemeinsame Urgewebe, aus welchem alle anderen thierischen Gewebe direct oder indirect abzuleiten sind. Aber auch in morphologischem Sinne ist das Blastoderm das erste und einfachste Primitiv-Organ, insofern es allein den ganzen individuellen Körper zusammensetzt; und zugleich in physiologischem Sinne, insofern die gleichartigen Zellen desselben alle Functionen des individuellen Metazoen-Körpers gleichzeitig vollziehen.

Wenn wir demnach als das einfachste Primitiv-Organ sämmtlicher Metazoen das Blastoderm hinstellen, so haben wir dabei zunächst diejenige reinste Form der Blastula im Auge, welche aus der primordialen, d. h. der vollkommen regulären und äqualen Eifurchung hervorgeht, die *Archiblastula* oder primäre Blastosphaera [1]). Hier sind alle Zellen, welche die einfache Epithel-Schicht der regulären Hohlkugel zusammensetzen, noch vollkommen gleich. Aus dieser palingenetischen, ursprünglichen und reinen Form lassen sich aber alle anderen cenogenetischen Formen derselben durch Arbeits-Theilung der Blastoderm-Zellen, und insbesondere durch allmählige (phylogenetische) Zunahme des Nahrungsdotters ableiten, wie ich in meinem Aufsatze über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“ hinreichend nachgewiesen zu haben glaube.

Die „*Blastula* oder *Blastosphaera*“, als die ontogenetische (durch Vererbung conservirte) Wiederholung der ursprünglichen, phylogenetischen *Blastaea*, darf nicht verwechselt werden mit der ähnlichen Keimform, welche die ältere Embryologie als Keimblase oder *Vesicula blastodermica* bezeichnete. Diese Bezeichnung wurde zuerst 1837 von Coste auf die eigenthümliche kugelige Keimblase der Säugethiere angewendet, welche schon vor mehr als 200 Jahren (1677) von Regner de Graaf entdeckt, aber erst von Baer (1827) der Vergessenheit entrissen und von Bischoff

---

graphie der Medusen, II, 2 (1881), p. 140: Generelle Histologie der Medusen.

[1]) Ueber die Archiblastula und ihre hohe phylogenetische Bedeutung vergl. meine Anthropogenie, III. Aufl., 1877, p. 157, 195, 424; Fig. 171 und Taf. II, Fig. 4. Die Existenz dieser vollkommen regulären Blastula und der regulären Furchung, aus der sie hervorgeht, wird neuerdings von Waldeyer bezweifelt (1883, l. c. p. 41). Sie ist aber durch zahlreiche und sorgfältige Beobachtungen, auch aus neuester Zeit, vollkommen sicher gestellt: bei Polypen, Medusen, Sagitta und anderen Würmern, einzelnen Echinodermen u. s. w.

(1842) genauer beschrieben wurde. Als man später ähnliche „Keimblasen“ (— Hohlkugeln mit einschichtiger Epithel-Wand —) bei vielen niederen Thieren entdeckte, glaubte man sie zunächst mit jener „Keimblase der Säugethiere“ ohne weiteres identificiren zu können. Hieraus entwickelte sich dann die wichtige, zuerst von Baer (1828) mit prophetischem Genius formulirte Vorstellung, dass „die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln“. Sein berühmter Satz: „Beim ersten Auftreten sind vielleicht alle Thiere gleich und nur hohle Kugeln“ — erscheint in der That als eine kühne Anticipation unserer Blastaea-Hypothese. Man darf jedoch nicht übersehen, dass diese prophetische Generalisation jener irrthümlichen Auffassung der Säugethier-Keimblase entsprang. Das wahre Verständniss der letzteren wurde uns erst möglich, nachdem Eduard Van Beneden 1875 die Gastrulation der Säugethiere entdeckt hatte [1]). Daraus ergab sich unzweifelhaft, dass „die sogenannte Keimblase der Säugethiere und die echte Keimhautblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen gänzlich verschiedene Keimzustände sind“. Die letztere, meine *Blastula*, geht der Gastrulation voraus; die erstere, meine *Gastrocystis*, folgt ihr nach. In meinem Aufsatz über die „Gastrulation der Säugethiere“ (1877) habe ich diesen wesentlichen Unterschied ausführlich erörtert [2]).

Auffallender Weise hat Kölliker auch nach den Entdeckungen von Rauber und Van Beneden die frühere irrthümliche Vergleichung der wahren *Blastula* und der Säugethier-*Gastrocystis* noch beibehalten und weiter geführt. In seinen „Allgemeinen Betrachtungen über die Keimblätter und die Primitiv-Organe“ [3]) sagt er darüber (p. 383): „Bei den Säugethieren entsteht nach der

---

[1]) Gleichzeitig mit E. Van Beneden (1875) hat bekanntlich auch Rauber, der sich um unser Verständniss der Gastrulation der Wirbelthiere so grosse Verdienste erworben hat, die schwierige Keimblätter-Bildung der Säugethiere untersucht, ist aber theilweise zu anderen Resultaten gekommen, ebenso wie auch später Kupffer und Selenka. Welche Deutung hier die richtige ist, lässt sich zur Zeit wohl kaum sicher entscheiden. Alle aber stimmen darin überein, dass die „Keimblase“ der Säugethiere und die Blastula des Amphioxus und der Wirbellosen zwei gänzlich verschiedene Keimformen sind.

[2]) Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1877, Bd. XI, p. 78—86. Vergl. ferner die III. Aufl. meiner Anthropogenie (1877), p. 157, 170—175, 234, 426, 744 (Note 61).

[3]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 377—399.

Furchung sofort eine doppelblättrige Keimblase. Will man diese Keimblase mit den HAECKEL'schen Typen vergleichen, so kann man sie nur eine Blastula nennen; dagegen fehlt hier, ebenso wie beim Hühnchen, eine invaginirte Blastula oder eine Gastrula ganz". Unmittelbar vorher sagt KÖLLIKER von den Vögeln: „Somit ist hier weder eine Discoblastula, noch eine Discogastrula vorhanden, und ist, wie ich schon anderswo angedeutet habe, die einzige Grundform, die mit den Zuständen niederer Thiere verglichen werden könnte, die Blase, die später entsteht, nachdem das Ectoderma und Entoderma den Dotter umwachsen haben". Ich muss diese Vergleichung für ganz unzulässig halten. Die echte Blastula geht der Gastrula voraus. Uebrigens dürfte KÖLLIKER mit seiner Ansicht heutzutage ziemlich isolirt dastehen, nachdem in den letzten Jahren durch eine Reihe von ausgezeichneten Untersuchungen (ED. VAN BENEDEN, RAUBER, KUPFFER, SELENKA, GÖTTE, SCOTT, HATSCHEK u. A.) die Existenz der Gastrula und ihre Entstehung durch Invagination der Blastula bei allen Wirbelthier-Klassen nachgewiesen worden ist.

Die echte Archiblastula vieler niederer Thiere (z. B. *Gastrophysema, Monoxenia, Limnaeus, Sagitta*) [1]) und die nahe verwandte und nur wenig verschiedene Amphiblastula vieler amphiblastischen Thiere (z. B. *Echinus, Ophioglypha, Synapta, Amphioxus*) [2]) zeigen uns noch heute das reine Urbild des primordialen Metazoon, und lassen keinen Zweifel übrig, dass das Blastoderma das gemeinsame älteste Primitivorgan der Metozoen ist, und das einfache Epithelium somit das älteste Gewebe der Thiere. Das Verständniss dieser wichtigen Thatsache wird uns sehr erleichtert durch den Umstand, dass auch heute noch verschiedene einfachste Metozoen existiren, deren völlig entwickelter Körper permanent eine wesentlich gleiche Form darstellt: einerseits mehrere Volvocinen (*Synura* etc), andererseits die Catallacten (*Magosphaera*): Gallertkugeln, deren Oberfläche von einer einzigen einfachen Zel-

---

[1]) Ueber die Archiblastula, bei der sämtliche Epithelzellen des einfachen Blastoderms gleichartig sind, vergl. meine „Gastraeatheorie" (p. 81, Taf. VIII, Fig. 116, 117); Anthropogenie, III. Aufl., Fig. 171); ferner O. HERTWIG, Sagitta.

[2]) Ueber die Amphiblastula, bei der bereits der spätere Unterschied der kleineren animalen und der grösseren vegetativen Zellen (besonders an beiden Polen der Axe) mehr oder weniger angedeutet ist, vergl. SELENKA, die Keimblätter der Echinodermen (Fig. 16, 44, 61, 79) und HATSCHEK, Amphioxus, Fig. 19, 20).

lenschicht eingeschlossen wird. Diese merkwürdigen Flagellaten werden zwar gewöhnlich noch zu den Protisten gerechnet (von vielen Zoologen zu der *Protozoa*, von vielen Botanikern zu der *Protophyta*); sie stehen aber vollkommen auf der Grenze zwischen den Protisten und Histioten, und zeigen uns aufs Deutlichste den Weg, auf welchem die letzteren aus den ersteren hervorgegangen sind [1]).

Aus dem Blastoderm der Blastula, dem einheitlichen „Primitivorgan ersten Ranges", gehen zunächst bei den Metazoen die beiden primären Keimblätter (*Blastophylla*) hervor, die wir jenem gegenüber als zwei „Primitivorgane zweiten Ranges" anzusehen haben. Die neuerdings so weit ausgedehnten, vergleichenden Untersuchungen über den ontogenetischen Ursprung derselben haben mit fast vollkommener Sicherheit den vor sieben Jahren von mir aufgestellten Satz bestätigt, dass sie ursprünglich überall durch Invagination der Blastula entstanden sind; und dass vereinzelte Ausnahmen, die scheinbar noch jetzt von diesem Gesetze existiren, entweder durch cenogenetische Modification zu erklären oder auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind [2]). Ebenso ist durch jene Untersuchungen mein Versuch gerechtfertigt worden, alle verschiedenen Formen der Gastrula auf eine einzige ursprüngliche zurückzuführen, auf die palingenetische *Archigastrula*. Daraus ergiebt sich dann ferner unmittelbar die allgemeine Homologie der beiden primären Keimblättter

---

[1]) Wenn ich unter dem Begriffe Histiota die echten vielzelligen und gewebebildenden Thiere und Pflanzen zusammenfasse, und beide vereinigt den einzelligen und nicht gewebebildenden Protista gegenüberstelle, so will ich durch diese Zweitheilung der organischen Welt meiner schon früher begründeten Ansicht Ausdruck geben, dass vom morphologischen sowohl als vom rein histologischen Gesichtspunkte aus der Unterschied zwischen Protisten und Histioten viel grösser ist, als der Unterschied zwischen Pflanzen und Thieren.

[1]) Eine unbefangene Vergleichung der zahlreichen vortrefflichen Untersuchungen über Gastrulation, welche uns das letzte Decennium geliefert hat, lässt kaum mehr einen Zweifel übrig, dass dieselbe wirklich überall ursprünglich auf einer Invagination der Blastula beruht. Wir legen hierauf desshalb so grosses Gewicht, weil sie uns die gesetzmässige Einheit für diesen wichtigen und unendlich mannichfaltig modificirten Process darthut, gleichviel, ob man diese im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Argument für den monophyletischen Ursprung der Metazoen verwerthet oder nicht.

bei sämmtlichen Metozoen, eine nothwendige Folge ihrer gemeinsamen Abstammung von der *Gastraea* — und umgekehrt auch ein Beweis für diese letztere! — Jene wichtige Homologie ist jetzt so allgemein anerkannt, ebenso wohl von den Anhängern, als von den Gegnern der Gastraeatheorie, dass wir darüber kein Wort mehr zu verlieren brauchen. Wird dieselbe doch mit grosser Bestimmtheit sogar von Kölliker vertreten, obgleich derselbe gleichzeitig zu zeigen sucht, dass die Keimblätter bei verschiedenen Thieren auf ganz verschiedene Weise entstehen [1]).

Wenn wir demnach, in Uebereinstimmung mit fast allen Zoologen der Gegenwart, die beiden primären Keimblätter als homologe Primitivorgane sämmtlicher Metazoen — und demgemäss die Gastrula als gemeinsame Keimform derselben — betrachten, so müssen wir unsererseits doch das Hauptgewicht dieser Auffassung darauf legen, dass diese Homologie nicht bloss ontogenetische, sondern zugleich phylogenetische Bedeutung hat. Gleichviel ob man alle Metazoen in monophyletischem Sinne von einer einzigen gemeinsamen Gastraea, oder nach der polyphyletischen Hypothese von verschiedenen, ähnlichen aber unabhängig entstandenen Gastraeaformen abstammen lässt, in jedem Falle bleiben die beiden primären Keimblätter phylogenetische Primitivorgane, und die anerkannte Thatsache, dass sie auch ontogenetisch als solche auftreten, erklärt sich einfach durch Vererbung, als eine nothwendige Folge des biogenetischen Grundgesetzes.

Von diesem phylogenetischen Gesichtspunkte aus ist nun die vielumstrittene Frage, ob die primären Keimblätter „Primitivorgane in morphologischem, physiologischem oder histologischem Sinne“ sind, mit voller Klarheit zu entscheiden, und zwar in jedem Sinne zu bejahen. Ohne Weiteres ist das klar bei der reinen palingenetischen *Leptogastrula.* Da wir aber die cenogenetische, mehr oder weniger modificirte *Pachygastrula* stets auf die erstere zurückführen, und sie durch (phylogenetisches) Wachsthum des Nahrungsdotters von derselben ableiten, so gilt jene einheitliche positive Auffassung von der Gastrula sämmtlicher Metazoen. In

[1]) In seinen „Allgemeinen Betrachtungen“ über die Primitiv-Organe (§ 29 der „Entwickelungsgeschichte“, II. Aufl. 1876, p. 377 bis 399) stehen die Ansichten Kölliker's über die „von ihm urgirte Homologie der Keimblätter“ in schneidendem Widerspruch zu der unmittelbar vorhergehenden Behauptung, dass „bei den Säugethieren und Vögeln von einer Gastrula nicht die Rede sein kann“.

en Fällen ist ja diese ontogenetische Gastrula nur das stetig wiederholte, durch Vererbung übertragene, durch Anpassung bald mehr bald minder modificirte Abbild der phylogenetischen Gastraea, der gemeinsamen Stammform aller Metazoen.

Morphologische Primitivorgane sind die beiden primären Keimblätter überall insofern, als sie bei der Gastraea überhaupt die einzigen Organe waren, aus denen der ganze Körper dieser Stammform bestand, und als sie bei der Gastrula dem entsprechend die einzigen Organe sind, welche diese Keimform zusammensetzen; der Exoblast (— oder das Ectoderm im früheren Sinne —) bildet die äussere oder dermale, der Entoblast (— oder das frühere Entoderm —) die innere oder gastrale Zellschicht des becherförmigen Körpers. In den Physemarien [1]), den Orthonectiden, den einfachsten Formen der Spongien (Archolynthus) und der Hydropolypen besitzen wir noch jetzt lebende Repräsentanten solcher einfachster Metozoen, deren Körper entweder nur aus diesen beiden Primitivorganen besteht oder doch nur wenig modificirt ist.

Physiologische Primitivorgane sind die beiden primären Keimblätter bei der Gastraea unzweifelhaft ebenfalls gewesen, wie sie es bei den eben genannten einfachsten Formen der Coelenteraten noch heute sind: der Ektoblast das animale oder sensomotorische Primitivorgan der Bewegung und Empfindung, der Entoblast das vegetative oder trophische Organ der Ernährung und des Stoffwechsels; das letztere bildet zusammen mit dem von ihm umschlossenen Hohlraum den Urdarm, das erstere das Urtegment oder die Urdecke (Protegmentum). Den Urdarm habe ich zuerst 1872 als das wahre älteste Primitivorgan des Thierkörpers unterschieden und Progaster genannt, seine Oeffnung Urmund oder Prostoma [2]). 3 Jahre später hat RAY-LANKASTER [3]), welcher unabhängig von meiner Gastraeatheorie zu ähnlichen Folgerungen gekommen war, den Urdarm als *Archen-*

[1]) Die Physemarien (*Haliphysema, Gastrophysema*), welche ich in den Studien zur Gastreatheorie (p. 171—226) als „Gasträaden der Gegenwart" beschrieben habe, werden neuerdings häufig mit ähnlichen echten Rhizopoden verwechselt (z. B. in der vortrefflichen Darstellung der „Foraminiferen von Mauritius" in Moebius: „Meeresfauna der Insel Mauritius", 1880). Die Aehnlichkeit zwischen beiden Formen ist rein äusserlich und beweist ebenso wenig ihre Identität, als die vollständige äussere Aehnlichkeit vieler Caementskelete von Röhrenwürmern und Phryganidenlarven etc.

[2]) Biologie der Kalkschwämme, 1872, p. 468.

[3]) Quarterly Journ. of microsc. sc. 1875, Vol. XV, p. 163.

teron und den Urmund als *Blastoporus* bezeichnet. Diese spätere Bezeichnnng wird gegenwärtig meiner früheren von vielen Embryologen vorgezogen, vielleicht desshalb, weil sie Nichts über die ursprüngliche physiologische Bedeutung dieses Primitivorgans präjudicirt; ich muss jedoch meiner älteren Bezeichnung eben desshalb den Vorzug geben, weil ich an der phylogenetischen Vorstellung festhalte, dass der Urdarm (*Proyaster*) wirklich die verdauende Cavität der ältesten Metozoen in physiologischem, wie in morphologischem Sinne war, und ihre Oeffnung, der Urmund (*Prostoma*) wirklich als Mundöffnung fungirte. So ist es ja heute noch bei vielen palingenetischen Gastrulalarven niederer Thiere der Fall, welche sich frei lebend im Wasser entwickeln. Aber auch bei vielen cenogenetischen Gastrulaformen, die sich innerhalb der Eihüllen entwickeln und durch den Nahrungsdotter ernähren, bleibt jene ursprüngliche Function des Urmundes bestehen; selbst bei den discoblastischen Eiern der Vögel und Reptilien, wo der colossale Nahrungsdotter die flache Ausbreitung der „Keimscheibe“ (oder *Discogastrula*) bedingt, fungirt deren verdickter Lippenrand (oder der „Keimwulst“) als wirklicher, Nahrung aus dem Dotter aufnehmender Urmund[1]).

Histologische Primitivorgane endlich sind die beiden primären Keimblätter ganz allgemein insofern, als sie allein das primäre Gewebe des Thierkörpers herstellen, das einfache Epithelium (der Exoblast das primäre Dermalepithel, der Entoblast das primäre Gastralepithel); und als alle anderen Gewebe des Thierkörpers als secundäre aus den ersteren direct oder indirect hervorgegangen sind, und zwar ebensowohl in phylogenetischem als in ontogenetischem Sinne. Dagegen sind die zwei primären Keimblätter nicht „histologische Primitivorgane“ hinsichtlich ihrer histogenetischen Potenz — nicht also in dem Sinne (— in welchem sie noch heute bei vielen Histologen gelten —), dass bestimmte verschiedene Gewebe aus ihnen hervorgehen. Vielmehr lässt sich aus den heutigen Resultaten der

---

[1]) Waldeyer schreibt die Unterscheidung der Urdarmhöhle (meiner *Progaster*, Ray-Lankester's *Archenteron*) irrthümlich Balfour zu (1883, l. c. p. 64), Offenbar ist er durch die Darstellung Balfour's selbst irre geleitet worden, der in seiner vergleichenden Embryologie sowohl diese, wie manche andere Ergebnisse meiner Gastraeatheorie verwerthet, ohne dieselbe als Quelle anzugeben. Vergl. meinen Aufsatz über „Urdarm und Urmund, Primitivorgane“, in Jena. Zeitschr. 1877, Bd. XI, p. 86—92.

vergleichenden Ontogenie mit vollkommener Sicherheit der Schluss ziehen, dass aus jedem der beiden primären Blätter, aus dem Exoblast ebensowohl als aus dem Entoblast, die verschiedensten Gewebe hervorgehen können: Epithelien, Nerven, Muskeln, Bindegewebe u. s. w. Die einzelnen Stämme und Klassen des Thierreichs zeigen darin beträchtliche Verschiedenheiten.

Das Blastoderm der *Blastula* und die beiden (— durch Invagination daraus entstandenen —) Blastophylle oder „primären Keimblätter" der *Gastrula* sind die einzigen wahren „Primitiv-Organe" der Metazoen, die wir als solche anerkennen können. Alle anderen embryonalen Bildungen, — vor allen das mittlere Keimblatt oder der Mesoblast — verdienen nicht mehr den Namen von Primitiv-Organen. Alle früheren Versuche, auch noch die drei oder vier secundären Keimblätter, die aus den beiden primären hervorgehen, als Primitiv-Organe zu deuten, von Baer und Remak bis auf die Gegenwart fortgesetzt, sind als vergebliche Bemühungen anzusehen. Einen solchen vergeblichen Versuch habe ich selbst gemacht, als ich vor zehn Jahren in der Gastraea-Theorie und Anthropogenie es unternahm, die Theorie von den vier secundären, zuerst von Baer unterschiedenen Keimblättern auf's Neue zu stützen. Ich gebe alle diese Bemühungen jetzt völlig verloren, seitdem durch die glänzenden Entdeckungen der vergleichenden Ontogenie im letzten Decennium nachgewiesen worden ist, dass jene secundären Keimblätter in den verschiedenen Thierstämmen eine völlig verschiedene Bedeutung haben, und dass das Mesoderm nach Inhalt und Umfang des Begriffs, mit Bezug auf seinen Ursprung sowohl als seine Produkte, die mannigfaltigsten Verschiedenheiten zeigt. Die überzeugenden Beweise dafür enthält Hertwig's Coelom-Theorie, der ich mich ganz besonders in diesem Punkte vollständig anschliesse.

VII. Classification der Gewebe.

In meinem Aufsatze über die „histologische Bedeutung der Gasträa-Theorie" [1]) (Studien p. 227) hatte ich 1877 den Nachweis zu führen versucht, dass das Epithelium allein das primäre Gewebe sei, und dass alle anderen Gewebe als secundäre

[1]) Nachträge zur Gasträa-Theorie. Jena 1877. Jena. Zeitschr. Vol. XI, p. 55.

zu betrachten seien, direct oder indirect aus dem ersteren hervorgegangen. Dieser Satz, der in seinen Consequenzen für die vergleichende Histologie vielleicht die Bedeutung eines massgebenden Grundsatzes beanspruchen kann, ergiebt sich ganz einfach als ein nothwendiger Folgeschluss aus der Gasträa-Theorie. Denn da nach dieser alle Gewebe der Metazoen direct oder indirect aus den beiden primären Keimblättern enstanden sind, und da die letzteren bei der reinen, palingenetischen Form der Gastrula, bei unserer „Leptogastrula", einfache Epithelien sind, so muss nothwendig das Epithelium das einzige primäre Gewebe sein, und zwar ebenso wohl in phylogenetischem als in ontogenetischem Sinne. In der dritten Auflage meiner Anthropogenie hatte ich (p. 657—666) diesen Satz weiter ausgeführt und insbesondere gezeigt, wie derselbe mit der Parablasten-Theorie von HIS unvereinbar ist.

In neuester Zeit hat KÖLLIKER in seiner Abhandlung über „die embryonalen Keimblätter und die Gewebe"[1]) eine Anzahl von allgemeinen Sätzen aufgestellt, denen er mit Recht eine weittragende Bedeutung für die allgemeine Histologie und die vergleichende Ontogenie zuschreibt. Je mehr ich diesen Sätzen im Allgemeinen beistimme, desto mehr glaube ich hier daran erinnern zu dürfen, dass ich dieselben bereits sieben Jahre früher in dem angeführten Aufsatze zum grössten Theile begründet habe. Allerdings ist dies aus KÖLLIKER's Abhandlung nicht zu ersehen, da er in derselben keine einzige meiner bezüglichen Arbeiten auch nur erwähnt. Obgleich er seine Abhandlung mit einer historischen Uebersicht über die Fortschritte der Keimblätter-Theorie beginnt und die bezügliche Litteratur sonst eingehend berücksichtigt, wird weder die Gasträa-Theorie noch die Anthropogenie genannt; wahrscheinlich desshalb, weil KÖLLIKER es für das „Zweckmässigste" hält, „nur die Thatsachen sprechen und die Gasträa-Theorie ganz ausser dem Spiele zu lassen"[2]). Um so eingehender bespricht derselbe auch hier wieder die Parablasten-Theorie von HIS, die als „die wichtigste unter den ganz neuen Gesichtspunkten und überraschenden Hypothesen" der neueren Ontogenie zu bezeichnen sei. (l. c. p. 181). Der Leser dieser interessanten Abhandlung wird demnach erwarten, dass

[1]) KÖLLIKER in: Zeitschr. für wissensch. Zool. 1884. Bd. XL, p. 179.

[2]) KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 383.

Kölliker nunmehr sich jener „genialen Conception" anschliesst und „den wichtigsten Fortschritt der neueren Embryologie seit Remak" adoptirt; er wird aber in dieser Erwartung getäuscht und statt dessen durch eine eingehende Widerlegung derselben überrascht, und zwar mit denselben Gründen, welche ich seit zehn Jahren energisch dagegen geltend gemacht habe [1]).

Natürlich kann es mir nur sehr erfreulich sein, dass eine so bewährte und berühmte histologische Autorität wie Kölliker sich jetzt entschieden zu den Grundsätzen bekennt, die ich seit einem Decennium lebhaft vertrete, und vor denen er noch vor nicht langer Zeit „warnen zu sollen glaubte". Indessen möchte ich doch darauf aufmerksam machen, dass die von mir 1877 aufgestellten und von ihm 1884 adoptirten Grundsätze über Ursprung und Ableitung der Gewebe insofern eine verschiedene Tragweite haben, als ich dieselben sowohl im phylogenetischen als im ontogenetischen Sinne verstehe, Kölliker hingegen bloss in letzterem.

Bei jedem Versuche einer weiteren Classification der thierischen Gewebe ist zunächst der principielle Standpunkt festzustellen, aus welchem man dieselbe unternehmen will. Mit vollem Recht hat Rauber in seiner neuesten Arbeit über „Die histologischen Systeme" die Nothwendigkeit hervorgehoben, sich vor Allem über das histologische Eintheilungs-Princip klar zu werden [2]). Hierbei ist in erster Linie entscheidend, ob man die Entwickelungsgeschichte der Gewebe als massgebend betrachtet oder nicht. Im letzteren Falle kann man entweder rein histographisch verfahren und die Gewebe nach ihren anatomischen Merkmalen

[1]) Da Kölliker meine Arbeiten über diesen Gegenstand völlig mit Stillschweigen übergeht, muss ich den Leser bitten, die „Hauptpunkte", in denen er am Schlusse der citirten Abhandlung (p. 211) seine Anschauung zusammenfasst, sorgfältig zu vergleichen mit meinen vorher angeführten Arbeiten, insbesondere mit dem 24. Vortrag der Anthropogenie und den „Nachträgen zur Gasträa-Theorie".

[2]) Rauber, Ueber die Entwicklung der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme. Sitzungsber. der naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1883. Bd. X, p. 13. Rauber theilt die thierischen Gewebe ein: A) nach dem genetischen Standpunkte im Gewebe 1. des äusseren, 2. des inneren, 3. des mittleren Keimblattes und 4. des Desmalblattes; — B) nach der Function in 1. arterhaltende oder Germinal-Gewebe (Ovarium und Hoden), 2. individuelle oder Personal-Gewebe (alle übrigen); — C) nach der Form und Lagerung in: 1. Cellulares-Gewebe (Epithelien etc.), 2. Gewebe mit Intercellular-Substanz (Blut- und Bindegewebe), 3. Plasmodial-Gewebe (Quergestreifte Muskeln).

eintheilen, oder die physiologischen Eigenschaften der Gewebe in den Vordergrund stellen und ihre Funktionen als massgebend ansehen. Im ersteren Falle, wenn man die Entwicklung der Gewerbe als wichtigstes Eintheilungs-Princip ansieht, kann man entweder bloss ontogenetisch die Entstehung der Gewebe im Keim als Grundlage des Systems ansehen, oder zugleich phylogenetisch ihre historische Entwicklung ins Auge fassen, durch welche die vorhergehende ja erst ursächlich bedingt ist. Die meisten Versuche, zu einem histologischen System zu gelangen, halten allerdings keinen dieser vier möglichen Standpunkte als exclusives Princip fest, sondern lassen sich zugleich mehr oder minder auch von anderen beeinflussen. Natürlich können wir in dem engen Rahmen dieses Aufsatzes nicht alle verschiedenen derartigen Versuche kritisch vergleichen, sondern wollen hier bloss untersuchen, wie sich ein System der thierischen Gewebe von jedem dieser vier Principien aus bei dem gegenwärtigen Entwicklungszustand unserer Kenntniss von den Geweben des ganzen Thierreichs gestalten wird.

A. Histographisches System der Gewebe. Ein solches System, welches vom rein anatomischen Gesichtspunkte bloss die Formverhältnisse der Gewebe, die Form, Struktur und Verbindungsweise der sie zusammensetzenden Zellen in's Auge fasst, ist anerkanntermassen nicht durchführbar. Man könnte z. B. zunächst an die Unterscheidung folgender Hauptgruppen denken: 1. Epithelien oder Schichtgewebe: Zellen ohne Zwischensubstanz, in Schichten geordnet; 2. Fibrosen oder Fasergewebe: Zellen ohne Zwischensubstanz, in Fasern oder Stränge geordnet (Nervenfasern, Muskelfasern); 3. Connective oder Bindegewebe: Zellen mit Zwischensubstanz, meistens in Netze geordnet. Eine allgemeine, auch nur oberflächliche Uebersicht der Gewebe im ganzen Thierreich ergiebt sofort, dass jeder derartige Versuch rein künstlich ist und zu der unnatürlichsten Trennung nahe verwandter Gewebe führt. Epithelien gehen ohne scharfe Grenze sowohl in Fasergewebe als in Connective über. Es giebt echte Muskelblätter, welche aus einer einfachen Schicht neben einander gegelagerter spindelförmiger Muskelzellen bestehen und ganz das Aussehen eines Epithels besitzen. Es giebt echte Nerven-Netze mit sternförmigen, durch Ausläufer verbundenen und in Zwischensubstanz eingebetteten Zellen, welche von gewissen Bindegewebs-Arten äusserlich gar nicht zu unterscheiden sind. In der That

ist ein solches, rein histographisches System der Gewebe nicht durchzuführen.

B. Physiologisches System der Gewebe: die Functionen der gewebebildenden Zellen, ihre chemische und physikalische Beschaffenheit, vor allem aber ihre specifische, durch Arbeitstheilung erworbene Lebensthätigkeit bestimmt die histologische Classification. Dieser physiologische Gesichtspunkt ist im Allgemeinen für die grosse Mehrzahl der Histologen auch heute noch massgebend obwohl er selten (oder nie) in voller Strenge logisch durchgeführt wird. Bei einer consequenten Durchführung desselben mit Rücksicht auf das ganze Thierreich würde man etwa folgende acht Hauptgruppen unterscheiden können: 1. Germinal-Gewebe, (*Tela sexualis*) gebildet durch die Gonoblasten oder Sexualzellen, die „Keimzellen“ beider Geschlechter (Ei und Sperma), mit deren Copulation die individuelle Entwicklung beginnt. 2. Decken-Gewebe (*Tela tegmentalis*), zusammengesetzt aus Chrotoplasten oder Deckzellen, welche ausschliesslich oder vorwiegend die Function einer Schutzdecke für den Organismus ausüben, also die Epidermis der äusseren Oberfläche sammt allen Epidermis-Anhängen (Haaren, Federn, Schuppen der Wirbelthiere u. s. w.) und Cuticular-Bildungen (Chitin-Panzer der Gliederthiere); ferner die Epithelien, welche innere Höhlen auskleiden: echte Epithelien des Darmrohres, Coelom-Epithelien der Leibeshöhle, Endothelien der Synovialhöhlen etc. 3. Stützgewebe (*Tela fulcralis*) zusammengesetzt aus Skeletoblasten oder Skeletzellen, welche innere oder äussere Skelete oder Stützgewebe bilden: Chorda, Knorpel, Knochen, Zahngewebe der Wirbelthiere, Clathral-Gewebe oder kalkiges Gitterskelet der Echinodermen, Kalk-Skelet der Korallen; äussere Hautskelete vieler Wirbellosen. 4. Füllgewebe (*Tela maltharis*), gebildet durch Malthoblasten oder Füllzellen, welche die Lücken zwischen anderen Geweben ausfüllen und als weiche Unterlagen derselben dienen: gewöhnliches weiches Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Blasengewebe vieler Wirbellosen, Schleimgewebe, Gallertgewebe etc. 5. Drüsengewebe (*Tela glandulosa*) zusammengesetzt aus Adenoblasten oder Drüsenzellen, deren Function entweder ausschliesslich oder doch vorwiegend die Secretion oder Excretion ist: alle gewöhnlichen Drüsenzellen im engeren Sinne, aber auch viele Epithel-Zellen der Integumente (Schleimzellen, Becherzellen etc.). 6. Blutgewebe (*Tela haemalis*) gebildet aus Lymphoblasten oder Nährzellen, welche die wichtigsten Functionen der Ernährung und des Stoffwechsels be-

sorgen: die Haemoblasten oder specifischen Blutzellen und Lymphzellen, die Gewebe der Milz und anderer Blutgefäss-Drüsen etc.; aber auch viele Adenoblasten und Chrotoblasten. 7. Muskelgewebe (*Tela muscularis*) zusammengesetzt aus Myoblasten oder Muskelzellen: die Zellen des glatten und quergestreiften Muskelgewebes, aber auch „contractile Bindegewebszellen" vieler niederer Thiere, die von ersteren nicht scharf zu trennen sind; nur die „exclusive Function der Contractilität" ist für sie characteristisch. 8. Nervengewebe (*Tela nervea*), zusammengesetzt aus Neuroblasten oder Nervenzellen: die Zellen des Nervengewebes (mit Ausschluss der „Psychoblasten"): Ganglienzellen, Nervenfasern, periphere Sinneszellen, specifische Sinneszellen (Tast-, Schmeck-, Riech-Zellen, Hörzellen, Sehzellen der Retina u. s. w. [1]). — Die eingehendere Betrachtung dieser acht „physiologischen" Gewebsgruppen wird leicht zu der Ueberzeugung führen, dass auch eine solche Eintheilung der Gewebe nach ihren Functionen künstlich und nicht streng durchführbar ist; aus dem einfachen Grunde, weil viele Zellen verschiedene Functionen gleichzeitig leisten, wie z. B. die Zellen der Epidermis als Deckzellen den Schutz der Oberfläche, als Drüsenzellen die Ausscheidung von Stoffen, als Sinneszellen die Tastempfindung vermitteln. Desshalb ist denn auch von den meisten Histologen die verschiedene Function der Gewebe zu ihrer Eintheilung zwar vorwiegend, aber keineswegs ausschliesslich benutzt worden; vielmehr hat man gewöhnlich ausserdem das genetische Princip zu Hülfe gezogen.

C. Ontogenetisches System der Gewebe: Die Entstehung der Gewebe aus den Keimblättern des Embryo bedingt ihre Classification. Dieser ontogenetische Gesichtspunkt ist in neuerer Zeit um so stärker hervorgetreten und hat umsomehr den physiologischen verdrängt, je mehr die vergleichende Keimblätterlehre

---

[1]) Als eine besondere neunte Gruppe könnten hier die Psychoblasten oder Seelenzellen angeschlossen werden, welche nach der Ansicht einiger „exacter und berühmter Physiologen" der Gegenwart ihre Functionen (insbesondere das Bewusstsein) auch dann noch *in infinitum* fortsetzen, wenn die Zellen selbst (im Nervencentrum gelegen) längst vernichtet sind; um Verwechselungen mit den „Seelen-Zellen" in meiner Anthropogenie (— nicht verschieden von den Neuroblasten der achten Gruppe —) zu vermeiden, könnte man diese Psychoblasten vielleicht besser „Unsterblichkeits-Zellen" nennen; oder auch „Ignoranz-Zellen", zu Ehren der berühmten Berliner „*Ignorabimus-Philosophie*", durch die sie neuerdings zu solchem hohen Ansehen gelangt sind.

sich ausgebildet und die Gastraea-Theorie Boden gewonnen hat. In Folge dessen sind ja auch grade die Gegensätze, die wir im Vorhergehenden besprochen haben, immer schärfer hervorgetreten, und haben umsomehr zur Entscheidung der Frage gedrängt, ob denn wirklich der Antheil der Keimblätter an der Gewebe-Bildung ausschliesslich, oder theilweise, oder gar nicht für die systematische Eintheilung der Gewebe massgebend sein soll? Nach unserer Überzeugung lässt sich schon jetzt, dank den grossen Fortschritten der vergleichenden Ontogenie, diese wichtige Frage für das ganze Thierreich (— nach Ausschluss natürlich der Protisten! —) in folgenden sechs Sätzen beantworten: 1. Bei sämmtlichen echten Thieren (Metazoen) ist das Epithelium das einzige primäre Gewebe; alle anderen sind als secundäre Gewebe daraus direct oder indirect horvorgegangen. 2. Das Epithelium tritt überall zunächst als ein einfaches Blastoderm auf, in der Keimform der Blastula. 3. Durch Invagination der Blastula entsteht die Gastrula, welche sich aus zwei verschiedenen Epithelien zusammensetzt: aus dem Dermal-Epithel des Exoblast und dem Gastral-Epithel des Entoblast. 4. Alle anderen Gewebe, die wir dem Epithel als „apotheliale" oder secundäre gegenüberstellen, entstehen entweder aus dem Exoblast oder aus dem Entoblast. Diese Entstehung ist aber in den verschiedenen Hauptgruppen des Thierreichs so verschieden, dass für die weitere Eintheilung der Gewebe die Ontogenie keine allgemein gültige Handhabe bietet. 5. Insbesondere besitzt das mittlere Keimblatt oder der Mesoblast (— das frühere Mesoderm —) keinerlei allgemeine Bedeutung als „histologisches Primitiv-Organ", zeigt vielmehr in den verschiedenen Thiergruppen sehr grosse Verschiedenheiten. 6. Die secundären oder apothelialen Gewebe können im Allgemeinen, mit Bezug auf ihren verschiedenen Ursprung aus den epithelialen, in drei verschiedene ontogenetische Gruppen gebracht werden: a. ptychoblastische Gewebe, durch Faltenbildung aus Epithel-Blättern entstanden (z. B. Drüsen-Gewebe); b. schizoblastische Gewebe, durch Abspaltung von Epithel-Blättern entstanden (z. B. Muskel-Platten); c. mesenchym-Gewebe, durch Austritt einzelner Zellen aus Epithel-Blättern und Einlagerung derselben in ausgeschiedene Zwischensubstanz entstanden (Blut- und Bindegewebe.)

D. Phylogenetisches System der Gewebe: Die historische Entwicklung der Gewebe aus den Keimblättern der Metazoen-

Stammform (— *Gastraea* —) bedingt ihre Classification. Dieses phylogenetische System ist nach unserer persönlichen Überzeugung hier bei den Geweben, ebenso wie bei den verschiedenen Formen der Organe und der Thierarten, das einzig natürliche System. Nach dem bigenetischen Grundgesetze muss es aber mit dem ontogenetischen System im Wesentlichen zusammenfallen; denn die individuelle Entwicklung der Gewebe aus den beiden Keimblättern der Gastrula ist ja kein unabhängiger, durch grobe „Mechanik" entstandener Process, sondern eine durch Vererbung bedingte Wiederholung der entsprechenden histogenetischen Processe, durch welche bei einer langen Reihe verschiedenartiger Vorfahren allmählig die Entstehung der secundären Gewebe aus den primären Keimblättern der Gastraea bewirkt wurde; man könnte diese letzteren geradezu als die „Stammblätter" bezeichnen. Wie diese allmählige phylogenetische Entstehung der Gewebe Schritt für Schritt stattgefunden hat, lehrt uns noch heutzutage die vergleichende Histogenie der niederen Metazoen, die schon aus diesem Grunde eine hervorragende Bedeutung besitzt. Vor Allen haben uns hier die Acalephen — Hydra, die Polypen, Korallen, Medusen, Ctenophoren — den Weg gezeigt, auf welchen die apothelialen secundären Gewebe (— Nerven, Muskeln, Connective —) allmählich und auf sehr verschiedene Weise aus den epithelialen primären Keimblättern hervorgegangen sind. Versucht man auf dieser Grundlage — unter gleichmässiger Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Ontogenie — eine phylogenetische Classification der Gewebe durchzuführen, so erhält man dieselben Kategorien, wie beim ontogenetischen System.

VIII. Die Gewebe der Wirbelthiere.

Histologie und Ontogenie haben sich, ebenso wie Anatomie und Physiologie, zuerst im Dienste der Medicin entwickelt, und unser menschlicher Organismus war das erste Object, aus dessen Studium die genannten Naturwissenschaften hervorwuchsen. Viele unzerstörbare Merkmale dieses anthropologischen Ursprungs haften denselben auch heute noch an und sind die erste Quelle vieler und verhängnissvoller Irrthümer geworden. Beruht ja doch auch heute noch der grösste Theil unserer Nomenclatur und Begriffsbildung in diesen biologischen Disciplinen auf den Anschauungen, welche ur-

sprünglich durch die Erforschung des menschlichen Körpers gewonnen wurden.

Die Einführung und Anwendung der vergleichenden Methode bezeichnet in allen angeführten Wissenschaften einen Fortschritt von grösster Tragweite und den Beginn einer neuen und denkenden, mehr oder weniger philosophischen Forschungsweise. Denn durch die Vergleichung der höheren mit den niederen, der vollkommneren mit den unvollkommneren Zuständen entdecken wir erst den Weg, auf welchem die ersteren aus den letzteren sich entwickelt haben. Die vergleichende Methode, richtig angewendet, ist daher immer zugleich eine genetische Methode. Welche unschätzbaren Früchte dieselbe für die Anatomie des Menschen getragen hat, ergiebt der glänzende heutige Zustand der vergleichenden Anatomie.

In ähnlicher Weise beruht nun auch für die Histologie und für die Ontogenie des Menschen — sicher eine der wichtigsten Grundlagen der wissenschaftlichen Medicin — der grösste Fortschritt darauf, dass ihr Studium vergleichend auf die übrigen Wirbelthiere und weiterhin auf das gesammte Thierreich ausgedehnt wird. Immerhin stösst aber die vergleichende Methode hier noch vielfach auf Hindernisse und Missverständnisse, zu deren Beseitigung wir vielleicht durch die nachfolgenden Schluss-Betrachtungen etwas beitragen können.

Das wichtigste Princip, welches wir hierbei in den Vordergrund jeder anthropologischen Betrachtung gestellt sehen möchten, ist der monophyletische Ursprung der Wirbelthiere. Denn wenn alle Vertebraten — vom Amphioxus und Cyclostomen bis zum Affen und Menschen hinauf — wirklich Abkömmlinge eines und desselben Thierstammes sind, so ergeben sich daraus selbstverständlich zahlreiche, höchst wichtige Folgerungen. Es wird dann z. B. fernerhin nicht gestattet sein, eine ganz verschiedenen Bedeutung der Keimblätter und einen ganz verschiedenen Ursprung der Gewebe bei niederen und bei höheren Wirbelthieren anzunehmen, wie heutzutage noch einzelne Histologen und Embryologen thun. Wir haben daher hier zunächst die Vorfrage zu erledigen, wie weit die Hypothese von dem gemeinschaftlichen Ursprung aller Wirbelthiere thatsächlich begründet ist?

Die grosse Mehrzahl der heutigen Zoologen dürfte wohl unbedenklich gleich uns selbst diese Frage in positivem Sinne für erledigt erklären; denn die empirischen Ergebnisse der Palaeontologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie legen überein-

stimmend Zeugniss ab für die phylogenetische Einheit des Vertebraten-Stammes. Ein entschiedener Widerspruch dagegen wird in neuester Zeit nur noch von sehr wenigen Naturforschern festgehalten, und unter diesen steht in erster Linie KÖLLIKER. In seinen beiden mehrerwähnten letzten Arbeiten, wie schon früher in seiner Entwicklungsgeschichte, drückt er wiederholt seine Überzeugung aus, dass dieselben Organe bei verschiedenen Wirbelthieren ganz verschiedenen Ursprungs seien; während er die Existenz der Amphioxus-Gastrula nicht bestreiten kann und die Coelom-Theorie für die niederen Wirbelthiere anerkennt, behauptet er gleichzeitig, dass „von einer Übertragung dieser Theorien auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein kann." Die Chorda und den Mesoblasten lässt er bei den niederen Wirbelthieren aus dem Entoblast, bei den höheren aus dem Exoblast hervorgehen u. s. w.

Dieser Hypothese vom polyphyletischen Ursprung der Wirbelthiere — im Gegensatze zu unserm monophyletischen — hat KÖLLIKER neuerlich besonders in seiner Festschrift „Über die Keimblätter des Kaninchens" (1882) bestimmteren Ausdruck gegeben. Er sieht „gar keine Nöthigung eine übereinstimmende Entwicklung der zwei primitiven Keimblätter, eine überall identische Entstehung des Mesoblast, der Chorda u. s. w. nachzuweisen; vielmehr erscheint es verständlich, ja als Forderung der Hypothese, dass verschiedene, mehr oder weniger abweichende Entwicklungsformen vorkommen" (p. 47). Nach KÖLLIKER's Meinung ist z. B. „der Keim der Säugethiere von allen bisjetzt bekannten Embryonalformen verschieden und in keiner Weise der Gastraea-Theorie anzupassen".

Als specielles Beispiel für die gänzlich verschiedenen ontogenetischen Principien, nach denen sich der Wirbelthier-Organismus entwickelt, führt KÖLLIKER sodann die „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten" von SCOTT[1]) an, deren Keimblätter „ganz abweichende Verhältnisse darbieten" sollen (p. 47, Anm.). Eine aufmerksame Lectüre dieser Abhandlung ergiebt das Gegentheil von dem, was KÖLLIKER behauptet. SCOTT bemüht sich keineswegs zu zeigen, dass die Ontogenie der Cyclostomen eine ganz abweichende und von derjenigen der übrigen Wirbelthiere principiell verschieden ist, sondern vielmehr umgekehrt, dass sie in allem Wesentlichen identisch ist, trotz der eigenthümlichen Differenzen, welche sie in vielen Nebendingen zeigt;

---

[1]) Morpholog. Jahrbuch, 1882, Bd. VII, p. 101.

Scott erläutert auch sehr gut die Ursachen dieser cenogenetischen „ganz abweichenden Verhältnisse“, welche die wesentliche Identität der palingenetischen Processe in keiner Weise beeinträchtigen.

Da Kölliker der vergleichenden Anatomie und Ontogenie jede Beweiskraft für die Phylogenie abspricht, und nur „Thatsachen“ als „exacte Beweismittel“ anerkennt, wird es gestattet sein, hier einen flüchtigen Seitenblick auf die Palaeontologie der Wirbelthiere zu werfen; denn diese Wissenschaft ist die einzige, welche unmittelbar einleuchtende thatsächliche Beweise für die Stammesgeschichte der Thiere liefert. Glücklicherweise hat sie gerade für die Wirbelthiere die Haupt-Momente der Phylogenesis mit Lapidarschrift verzeichnet. Da die älteren, eines festen und versteinerungsfähigen Skelets entbehrenden Vertebraten (Acranier und Cyclostomen) keine fossilen Reste hinterlassen konnten, treten zuerst die Fische auf, und zwar zuerst im Silur und Devon Selachier und Ganoiden, erst viel später Teleostier; in der Steinkohle folgen die Amphibien, die ältesten unter den pentadactylen und lungenathmenden Vertebraten. Darauf folgen im permischen System die ersten Amnioten, die Reptilien; später in Trias und Jura die Vögel und Säugethiere; von den letzteren treten wieder zuerst die niederen Marsupialien, später die höheren Placentalien auf u. s. w. Alle palaeontologischen Thatsachen, welche das successive Auftreten der grösseren und kleineren Vertebraten-Gruppen betreffen, entsprechen vollkommen den phylogenetischen Vorstellungen, welche man sich über ihre Stammverwandtschaft auf Grund der vergleichenden Anatomie und Ontogenie bilden kann; sie sind ebenso viele Beweise für den monophyletischen Stammbaum der Wirbelthiere. Die Grundzüge dieses letzteren habe ich zuerst 1866 im zweiten Bande der generellen Morphologie entworfen (p. CXVI—CLX) und ausführlicher begründet in der natürlichen Schöpfungsgeschichte (VII. Aufl. p. 518—616) und in der Anthropogenie (III. Aufl. p. 325—526).

In den letzterwähnten Schriften habe ich bereits die Gründe erörtert, welche bei jeder einzelnen Descendenz-Hypothese für den monophyletischen oder polyphyletischen Ursprung einer jeden Organismen-Gruppe geltend gemacht werden können. (Schöpfungsgesch. p. 373, Anthropogenie p. 597.) Je einfacher und niedriger die Gruppe organisirt ist, desto eher ist ein vielstämmiger Ursprung möglich; je vollkommener und höher differenzirt die Gruppe ist, desto mehr wird ein einstämmiger Ursprung wahrscheinlich. Die Formen-Gruppen der Thier- und Pflanzenklassen verhalten sich

in dieser Beziehung ganz analog wie die Formen-Gruppen der menschlichen Sprachen; für die erste Entstehung der niederen Anfänge ist eine polyphyletische Hypothese ebenso wahrscheinlich, als sie für die weitere Entwicklung der differenzirten höheren Sprachen unwahrscheinlich ist. Ich habe diese, in vielfacher Beziehung lehrreiche Analogie zwischen den Entwicklungs-Verhältnissen der thierischen Formen-Gruppen und der menschlichen Sprach-Gruppen in den angeführten Schriften schon früher weiter ausgeführt. Kein vergleichender Sprachforscher, welcher das reiche Formen-Gebiet der arischen Sprachen vollständig übersieht, hält einen polyphyletischen Ursprung derselben für möglich; sondern alle leiten die verschiedenen Zweige dieses Stammes (— deutsche und slavische, griechische und lateinische, iranische und indische Sprachen —) von einer einzigen gemeinsamen Ursprache ab. Aus denselben Gründen sind aber auch jetzt schon fast alle Zoologen, welche das reiche Formen-Gebiet der Wirbelthier-Gruppe gründlich kennen, darüber einig, dass alle verschiedenen Klassen derselben (— von den Acraniern und Cyclostomen bis zu den Vögeln und Säugethieren —) von einer einzigen gemeinsamen Stammform abzuleiten sind.

Amphioxus, als der einzige lebende Vertreter der Acranier, steht unter allen uns bekannten Wirbelthieren dieser Stammform am nächsten; so falsch es einerseits sein würde, ihn selbst mit dieser Stammform zu identificiren, so unrichtig ist es anderseits, seine hohe Bedeutung als des einzigen Vertreters jener ausgestorbenen Stammgruppe zu unterschätzen. Zwar ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, diese ausserordentliche Bedeutung zu leugnen; bald sollte der Amphioxus gar kein Wirbelthier sein, bald ein degenerirter Abkömmling der Fische. Die sorgfältigen „Studien über Entwicklung des Amphioxus" von HATSCHEK (1881 l. c.), welche die epochemachende Entdeckung von KOWALEWSKY bestätigen und ergänzen, haben jene Versuche widerlegt, und die massgebende Stellung des Amphioxus an der Wurzel des Vertebraten-Stammbaumes fest begründet. Vor Allem ist nunmehr festgestellt, dass die Keimesgeschichte des Amphioxus in allem Wesentlichen einen palingenetischen Character trägt und nur in untergeordneten Beziehungen cenogenetisch modificirt ist. In Bezug auf die Gastrulation, die Bildung der Chorda, der beiden Coelom-Taschen sowie die weitere Verwendung der vier secundären Keimblätter ist die Ontogenie des Amphioxus das typische Paradigma für die übrigen Wirbelthiere, bei welchen durch

cenogenetische Complicationen, insbesondere durch Ausbildung des Nahrungsdotters und verschiedener Eihüllen, der ursprüngliche palingenetische Keimungs-Process mehr oder weniger „gefälscht" — oder besser: „gestört" erscheint [1]).

Nach wie vor bleibt es demnach meine feste Überzeugung, dass JOHANNES MÜLLER mit vollem Rechte Amphioxus als den einfachen Urtypus der Wirbelthiere betrachtete, und dass alle Naturforscher, welche sich mit diesem Stamme beschäftigen (— insbesondere die sogenannten „Anthropologen" —) vor allen Dingen die vergleichende Anatomie und Ontogenie des Amphioxus und der Selachier gründlich studiren sollten; diese sind die wahren Urquellen sowohl für die Erkenntniss der Wirbelthiere im Allgemeinen, als für diejenige des Menschen im Besonderen. Das gilt namentlich auch von den Anfängen und Grundlagen der Körperbildung, von der Entstehung der Keimblätter und ihrer Verwendung zur Gewebe-Bildung. Wie viel gefährlicher Irrthum und unnützer Streit wäre uns auf diesem wichtigen Gebiete erspart geblieben, wenn die Mehrzahl der Beobachter von jenen palingenetischen niederen Wirbelthieren ausgegangen wäre, statt von den viel schwierigeren, stark cenogenetischen Vögeln und Säugethieren!

Wenn man dieser Auffassung zustimmt und wenn man für die gesammte Naturgeschichte der Wirbelthiere die monophyletische Descendenz-Hypothese als massgebende Richtschnur — oder mindestens als heuristisches Princip — anerkennt, so ergeben sich schon bei dem jetzigen unvollkommenen Zustande ihrer vergleichenden Ontogenie eine Anzahl von sicheren und wichtigen Schlüssen, welche für die meisten vorher berührten Fragen, insbesondere für das Problem vom Ursprung der Gewebe, entscheidend sind. Man wird es dann nicht mehr für möglich halten, dass Chorda und Mesoblast bei den Fischen und Amphibien aus dem Entoblast, bei Vögeln und Säugethieren aus dem Exoblast entstehen; oder dass Central-Nervensystem und Blutgefässsystem sich bei den ersteren nach ganz anderen Principien entwickeln, als bei den letzteren.

[1]) Dass *Amphioxus* und die parasitischen Cyclostomen in Folge ihrer eigenthümlichen Lebensweise vielfach degenerirt sind, habe ich schon früher betont; um so wichtiger ist es, dass trotzdem der palingenetische Character ihrer Keimung im Wesentlichen erhalten bleibt. Die Ansicht, dass *Amphioxus* (— als „verlorener Sohn der Wirbelthiere" —) durch Degeneration aus Fischen entstanden sei, findet in seiner palingenetischen Keimesgeschichte keine Spur von Begründung.

Man wird vielmehr einheitliche Principien für die Entwicklung der Gewebe und Organe bei allen Wirbelthieren aufsuchen; und dafür möchten wir schliesslich folgende zwanzig Thesen aufstellen:

1) Bei allen Wirbelthieren ist das älteste Primitiv-Organ ein einfaches Epithel, das Blastoderm oder „Urkeimblatt" (palingenetisch nur in der *Blastula* des Amphioxus conservirt, bei allen Cranioten mehr oder weniger cenogenetisch modificirt).

2) Aus diesem Primitiv-Organ ersten Ranges sind durch Invagination zunächst zwei Primitiv-Organe zweiten Ranges entstanden, die beiden Blastophylle oder primären Keimblätter der *Gastrula* (palingenetisch nur in der Leptogastrula des Amphioxus conservirt, bei den Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien schwächer, bei den Selachiern und Teleostiern, Reptilien und Vögeln stärker, bei den Säugethieren am stärksten durch Cenogenie abgeändert).

3) Die beiden primären Keimblätter sind ursprünglich einfache Epithelien und sind somit allein als das primäre Gewebe zu betrachten; alle anderen Gewebe sind secundär aus ihnen hervorgegangen, apothelial.

4) Der Exoblast (oder Epiblast), das animale Blastophyll, liefert bei allen Wirbelthieren die Epidermis nebst allen Anhangsgebilden (Drüsen, Haaren u. s. w.) und das Nerven-System (mit den wichtigsten Theilen der Sinnes-Organe).

5) Der Entoblast (oder Hypoblast), das vegetative Blastophyll, liefert alle übrigen Organe und Gewebe, und zwar entstehen aus dem unpaaren Mitteltheil der Darm („Gastral-Entoblast" oder „Darmdrüsenblatt") und die aus seiner dorsalen Mittellinie sich abschnürende Chorda („Chordal-Entoblast"), aus den beiden lateralen Divertikeln oder Coelom-Taschen der Mesoblast, welcher alle übrigen Organe liefert.

6) Der Mesoblast (oder das Mittelblatt), das echte „mittlere Keimblatt", ist demnach bei allen Wirbelthieren ein secundäres Product des primären Entoblast und wird überall in gleicher Weise dadurch gebildet, dass aus letzterem die paarigen Coelom-Taschen *(Sacculi coelomares)* seitlich hervorwachsen und sich von ihm abschnüren. Indem rechte und linke Coelom-Tasche in der dorsalen Mittellinie getrennt bleiben (durch das *Mesenterium*), in der ventralen Mittellinie hingegen sich vereinigen, entsteht die einfache Leibeshöhle (*Coeloma).*

7) Durch das Coelom werden demnach die beiden Mittelblätter getrennt, welche nur durch das Mesenterium zusammenhängen: der parietale Mesoblast (oder das Hautfaserblatt, *Lamina inodermalis*) und der viscerale Mesoblast (oder das

Darmfaserblatt, *Lamina inogastralis*); ersteres liefert die Hauptmasse der Leibes-Muskulatur, letzteres die Hauptmasse der Darmmuskulatur.

8) Die vier secundären Keimblätter der Wirbelthiere (oder die vier „Blastoplatten“) verhalten sich demnach zu den zwei primären dergestalt, dass der Exoblast bloss das Hautsinnesblatt liefert, hingegen der Entoblast die drei übrigen Blätter.

9) Das Mesenchym der Wirbelthiere, welches grösstentheils zur Bildung von Blut- und Bindegewebe verwendet wird, kann aus jedem der vier secundären Keimblätter hervorgehen, entsteht vorwiegend jedoch aus dem Mesoblasten.

10) Am entwickelten Wirbelthier-Körper können histologisch die beiden epithelialen Grenzblätter *(Methoria)* — äusseres Exoderm und inneres Entoderm — und das dazwischen gelegene Massenblatt oder *Mesoderm* unterschieden werden.

11) Das Exoderm oder das äussere Grenzblatt *(Methorium parietale)* besteht nur aus einem Theile des Exoblasten, aus der Epidermis und ihren Anhängen.

12) Das Entoderm oder das innere Grenzblatt *(Methorium viscerale)* besteht nur aus einem kleinen Theile des Entoblasten — Epithel des Mesodaeum und aller seiner drüsigen Anhänge — und aus zwei Abtheilungen des Exoblasten: Epithel des Stomodaeum und des Proctodaeum.

13) Das Mesoderm ist der gemeinschaftliche Complex aller übrigen Theile und besteht aus verschiedenartigen Geweben, welche direct oder indirect von den beiden primären Keimblättern abstammen: vom Exoblasten das Nervensystem und die wichtigsten Theile der Sinnes-Organe, vom Entoblasten die Chorda, die Producte der beiden Coelom-Taschen und das Mesenchym-Gewebe.

14) Die verschiedenen Gewebe der entwickelten Wirbelthiere können mit gleichzeitiger Rücksicht auf ihren Ursprung und ihre Functionen in folgende fünf Gewebs-Gruppen gebracht werden: Epithel-, Nerven-, Muskel-, Blut-, Binde-Gewebe.

15) Das Epithel-Gewebe der Wirbelthiere zerfällt in vier wesentlich verschiedene Gruppen: A. Exepithel oder Chrotal-Epithel („Exoblastisches Epithel“): Epidermis nebst drüsigen und appendicularen Producten, Epithel der Mundhöhle und Afterhöhle, Ependyma, Sinnes-Epithel der Sinnes-Organe (Retina, Pigmentosa, akustisches Labyrinth-Epithel, Geruchs-Epithel der Nase u. s. w. (sämmtlich Producte des primären Exoblasten). B. Endepithel oder Gastral-Epithel („Endoblastisches Epi-

thel"): Gastrodermis oder Epithel des Darms und der Darmdrüsen, nach Ausschluss der Mund- und Afterhöhle etc. (sämmtlich Producte des primären Entoblasten). C. Mesepithel oder Coelom-Epithel oder „mesoblastisches Epithel" (ein Theil des „Endothel"): Coelom-Epithel (Pleuroperitoneal- und Pericardial-Epithel), Sexual-Epithel vom Ovarium und Spermarium (Ei und Sperma), Nieren-Epithel (sämmtlich Producte der mesoblastischen Coelomtaschen-Epithelien). D. Desmepithel oder Desmal-Epithel (ein Theil des „Endothel"): Epithel der Blut- und Lymphgefässe, der Gelenkhöhlen und Schleimbeutel, der serösen Säcke, der Osteoblasten, Odontoblasten u. s. w. (sämmtlich secundäre Epithelial-Producte des Mesenchym).

16) Das Nervengewebe der Wirbelthiere ist entweder ganz oder grösstentheils exoblastischen Ursprungs und kann herkömmlicher Weise eingetheilt werden in Nervenzellen und Nervenfasern; die letzteren zerfallen wieder in marklose und markhaltige Nervenfasern, die ersteren in Ganglienzellen und Sinneszellen. Zwar wird jetzt gewöhnlich angenommen, dass das ganze Nervensystem der Wirbelthiere aus dem Exoblasten entsteht; indessen ist es sehr möglich, dass ein Theil desselben (z. B. manche sympathische Ganglien- und Fasernetze) aus entoblastischen Mesenchym-Zellen hervorgegangen ist, wie bei vielen Wirbellosen geschieht. Ferner ist es wahrscheinlich, dass nur die sensiblen Nerven-Wurzeln des Cerebrospinal-Systems (gleich den Central-Organen) vom Exoblasten abstammen, hingegen die motorischen Wurzeln (gleich den Muskeln) vom Mesoblasten.

17) Das Muskel-Gewebe der Wirbelthiere ist entweder ganz oder grösstentheils entoblastischen Ursprungs und zwar aus dem Mesoblasten hervorgegangen: Der grösste Theil der quergestreiften Muskulatur aus dem parietalen Coelom-Blatt, der grösste Theil der glatten Muskulatur aus dem visceralen Coelom-Blatt; doch ist es sehr möglich, dass ein Theil derselben (z. B. die glatten Muskeln des Corium und der Blutgefässe) aus Mesenchym-Zellen hervorgeht, wie bei vielen Wirbellosen geschieht.

18) Das Connectiv-Gewebe der Wirbelthiere ist grösstentheils aus Mesenchym hervorgegangen, und zwar aus Mesenchym-Zellen, welche entweder vom Exoblasten oder vom Entoblasten ursprünglich abstammen; der grösste Theil wahrscheinlich von dem aus letzterem entstandenen Mesoblasten. Da augenblicklich über den Ursprung der Bindesubstanzen bei den Wirbelthieren noch die grössten Widersprüche herrschen, so ist diese schwierige Frage zur Zeit nicht zu entscheiden; sicher ist nur, dass ihre Entwicke-

lung nicht in einem nothwendigen und unmittelbaren Causal-Nexus zu derjenigen des Haemalgewebes steht. Wahrscheinlich können echte Bindegewebe jederzeit local dadurch entstehen, dass einzelne Zellen („Mesenchym-Zellen") aus Epithelien austreten und als „Wanderzellen" in der gleichzeitig ausgeschiedenen Zwischen-Substanz weiter wachsen. Ein Connectiv von rein epithelialem Ursprung ist die Chorda. Die verschiedenen Formen des Connectivs: Knorpel-, Knochen-, Dentin-, Fett-, Füll-, Schleimgewebe u. s. w. gehen einerseits vielfach ineinander über und stehen anderseits vielfach mit Epithelien (Osteoblasten, Synovial-Epithelien u. s. w.) in unmittelbarem genetischen Zusammenhang.

19) Das Haemalgewebe der Wirbelthiere (Blutzellen, Lymphzellen, Eiterzellen, indifferente Wanderzellen u. s. w.) ist gleich dem Connectiv wesentlich aus Mesenchym-Zellen entstanden; diese stammen wahrscheinlich grösstentheils aus dem visceralen Mesoblast (oder dem „Gefässblatt"). Der Umstand, dass beim Embryo der höheren Wirbelthiere die Entwickelung der Blutgefässe und des Blutes von der Urmundgegend (oder dem „Keimwulste") ausgeht und ontogenetisch von der ventralen gegen die dorsale Mittellinie hinwächst („von der Peripherie der Keimscheibe gegen die Axe"), erklärt sich einfach daraus, dass bei den Wirbelthieren das phylogenetische Entwickelungs-Centrum des Blutgefässsystems die beiden medianen Darmgefässe sind; die Aorta auf der dorsalen, die Centralvene mit ihrer localen Erweiterung, dem Herzen, auf der ventralen Mittellinie des Darmrohrs.

20) Die weitere Entwickelung der Gewebe aus den angeführten Primitiv-Organen und ihr Zerfall in zahlreiche und verschiedenartige Local-Gewebe geschieht bei den Wirbelthieren (ebenso wie bei den Wirbellosen) nach dem Princip der histologischen Differenzirung. Dieser ontogenetische Process, wie er gegenwärtig in kurzer Frist am Embryo abläuft, ist durch eine lange Vererbungs-Reihe von den Vorfahren übertragen worden, von welchen derselbe durch Anpassung an verschiedene Functionen (phylogenetische Arbeitstheilung und Arbeitswechsel der Zellen) während langer Zeiträume langsam erworben wurde. Die ontogenetische „Differenzirung der Gewebe" ist also nur dadurch zu verstehen und zu erklären, dass wir in ihr eine Recapitulation der phylogenetischen Arbeitstheilung der Zell-Gruppen erblicken: die Histologie liefert somit eine neue Bestätigung für das biogenetische Grundgesetz.

Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies,

eine Theorie der Vererbung.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

Als ich vor zehn Jahren an den Eiern der Echinodermen beobachtet hatte, dass bei der Befruchtung ein Samenfaden in das Ei eindringt und dass der Kopf desselben im Eiprotoplasma zu einem kleinen Kern wird, welcher allein dem Eikern entgegen wandert und mit ihm copulirt, drängte sich mir naturgemäss die Frage auf: was ist das Wesentliche beim Befruchtungsvorgang und welcher Stoff ist bei der Befruchtung der wirksame? In meiner Habilitationsschrift „zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies [1])“ versuchte ich hierauf eine Antwort zu geben, indem ich in einer These die Theorie aufstellte: „Die Befruchtung beruht auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzirten Zellkernen.“

Dieser Satz schliesst zweierlei Behauptungen in sich ein, 1. dass die Kernsubstanz und nicht das Protoplasma der befruchtende Stoff ist, und 2. dass die Kernsubstanz als ein geformter, organisirter Bestandtheil zur Wirkung kommt, dass mithin die Befruchtung ein morphologischer Vorgang ist, welcher der Beobachtung direct zugänglich ist. Da nun mit der Befruchtung die Übertragung der Eigenschaften des Vaters auf das aus dem Ei entstehende Thier nothwendig verknüpft ist, lässt sich aus der aufgestellten Theorie noch die weitere, nahe liegende Folgerung ziehen, dass die Kernsubstanzen zugleich die Träger der Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden [2]). So schliesst die Befruchtungstheorie in der von mir gegebenen Fassung, wenn sie weiter durchgeführt wird, auch noch eine Vererbungstheorie in sich ein.

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 1. 1875.

[2]) Wie nahe es liegt, den Befruchtungsstoff zugleich auch als

Meine Ansicht, an welcher ich nach wie vor festhalte, hat Anfangs auf manchen Widerstand gestossen, und nur vereinzelte Stimmen sind laut geworden, welche ihr beipflichteten oder unabhängig von ihr Ähnliches vortrugen, wie eine kurze historische Darstellung ergibt.

Zunächst ist hier daran zu erinnern, dass HAECKEL schon im Jahre 1866 in seiner generellen Morphologie [1]) aus Gründen, die bei dem ungenügenden Beobachtungsmaterial der damaligen Zeit sehr unbestimmter Natur sein mussten, den Satz ausgesprochen hat: „der innere Kern habe die Vererbung der erblichen Charactere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen."

„Für diese Auffassung", meinte HAECKEL „dürfte namentlich die bedeutende Rolle sprechen, welche der Kern allgemein bei der Fortpflanzung der Zellen spielt. Fast immer geht der Theilung des Plasma die Theilung des Zellenkerns vorher, und die beiden so entstandenen Kerne wirken nun als selbständige Attractionscentra, um welche sich die Substanz des Plasma sammelt. Das Plasma dagegen ist von grösserer Bedeutung für die Ernährung der Zelle. Ihm scheint bei der Zellenvermehrung eine mehr passive Rolle zugetheilt zu sein und seine Hauptaufgabe scheint in der Zuführung des Nahrungs-Materials zum Kerne und in der Vermittelung des Verkehrs der Zelle mit der Aussenwelt zu liegen. Wenn wir demgemäss das Plasma vorzugsweise als den nutritiven, den Nucleus dagegen vorzugsweise als den reproductiven Bestandtheil der Zelle ansehen können und wenn wir dazu den im fünften Buche nachgewiesenen Zusammenhang einerseits zwischen der Ernährung und Anpassung, andererseits zwischen der Fortpflanzung und Erblichkeit in Erwägung ziehen, so werden wir mit Recht den Kern der Zelle als das hauptsächliche Organ der

---

den Vererbungsstoff aufzufassen, geht daraus hervor, dass KEBER, welcher im Jahre 1853 das Eindringen der Samenfäden in das Ei auf Grund falscher Beobachtungen gelehrt hat, damals schon den Ausspruch that: „die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, materiell erklärt werden, weil in dem kindlichen Organismus nachweislich eine innige Vermischung der von beiden Eltern herstammenden Zellkerne stattgefunden hat." Ein kurzes Referat von KEBER's Arbeit „Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei" siehe in meiner Habilitationsschrift.

[1]) E. HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I Seite 288.

Vererbung, das Plasma als das hauptsächliche Organ der Anpassung betrachten können."

Eine nähere Begründung und Ausarbeitung konnte diese Hypothese zu einer Zeit, wo die Kenntniss vom Wesen des Zellkerns noch eine sehr oberflächliche war, nicht finden, auch schlug HAECKEL später selbst einen Weg ein, der ihn von seiner Hypothese abführte, indem er den Kern in der Eizelle sich auflösen und diese auf ein Monerulastadium zurücksinken liess, in dem Moment, wo der Kern als Vererbungsorgan seine Rolle bei der Fortpflanzung hätte bethätigen müssen.

Neuerdings hat SACHS [1]) eine der meinigen ähnliche Ansicht in seinem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie geäussert in folgenden kurzen auf Seite 943 und 945 enthaltenen Sätzen: „Die neuesten Untersuchungen von SCHMITZ, STRASBURGER, ZACHARIAS u. A. führen zu dem Resultat, dass der Befruchtungsstoff in der Kernsubstanz, dem Nuclein der männlichen Zelle, zu suchen sei" und später: „Was durch die Zoospermien in die Eizelle hineingetragen wird, ist das Nuclein; denn man darf glauben, dass die einzige Bedeutung der nicht aus Nuclein bestehenden Cilien eben nur die von Bewegungsorganen ist."

Endlich heisst es an einer dritten Stelle: „Als Hypothese kann man einstweilen die Annahme festhalten, dass das Nuclein der beiden Geschlechtszellen nicht von gleicher Beschaffenheit sei und dass das Nuclein der männlichen Zelle also doch etwas anderes in die Eizelle hineinträgt, als was dieselbe schon besitzt. In dieser unvollkommenen Form müssen wir einstweilen das hier kurz behandelte Problem liegen lassen."

Einen von dem meinigen mehr oder minder abweichenden Standpunkt hinsichtlich der Aufgabe, welche die verschiedenen Substanzen der Zelle bei der Befruchtung erfüllen, haben STRASBURGER, VAN BENEDEN, HENSEN u. A. eingenommen.

STRASBURGER [2]) beobachtete bei den Schwärmsporen von Acetabularia und in anderen ähnlichen Fällen, dass „die vorderen, farblosen Stellen und die andern sich entsprechenden Theile der Körper mit einander verschmelzen." Er erweiterte daher in seiner Schrift über Befruchtung und Zelltheilung die von mir ausgesprochene Ansicht: die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne, indem er noch hinzufügte, dass „eine

[1]) J. SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 943, 945.

[2]) E. STRASBURGER, Über Befruchtung und Zelltheilung. 1878. Seite 75—77.

Copulation auch zwischen den übrigen gleichwerthigen Bestandtheilen der Spermatozoen und des Eies vor sich gehe." Nach STRASBURGER's Befruchtungstheorie, welche er für das ganze organische Reich aufstellt, sind es „die gleichwerthigen Theile beider Zellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen."

In einer späteren Schrift hat STRASBURGER [1]) seine Ansichten ein wenig modificirt, insofern er jetzt der Thatsache mehr Rechnung trägt, dass bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere die Reduction des Zellplasma sehr weit geht und der Kern schliesslich fast allein nur übrig bleibt. Zwar hält er auch für diese Fälle seine oben referirte Befruchtungstheorie, weil sie so klare Stützen bei vielen Algen finde, noch aufrecht, aber er legt „der Reduction des Protoplasma und der Verstärkung des Zellkerns, wie sie bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere erfolgt sei, eine tiefere Bedeutung bei." Er lässt die Kerne in Beziehung zur Bildung der Eiweissstoffe stehen. Da nur auf letzteren die Existenz der Organismen basire, so findet er es begreiflich, dass „es auf die Stärkung des Zellkerns bei der Befruchtung vornehmlich ankommen könne."

Ebensowenig wie STRASBURGER kann sich VAN BENEDEN [2]) entschliessen, das Nuclein als die allein befruchtende Substanz anzuerkennen, obwohl er demselben die Hauptrolle zuertheilt.

„Il est certain", heisst es an einer Stelle seines kürzlich über Ascaris megalocephala erschienenen Buches, „que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique."

An einer zweiten Stelle sagt v. BENEDEN: „La fécondation implique essentiellement une substitution, c'est à dire, le remplacement d'une partie de la vesicule germinative par des éléments nucléaires provenant du zoosperme, et peut-être aussi d'une portion du protoplasme ovulaire par du protoplasme spermatique."

HENSEN [3]) endlich legt zwar ebenfalls auf die Kernverschmelzung das Hauptgewicht, meint aber, dass jedenfalls neben der

[1]) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882, pag. 250—252.

[2]) E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883, pag. 397—404.

[3]) HERMANN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. HENSEN, Physiologie der Zeugung pag. 127.

Kernmasse des Zoosperms auch protoplasmatische Substanz in das Ei eingehe, was zu vernachlässigen kein Grund vorliege."

Auch noch in anderen Beziehungen herrschen bedeutsame Meinungsverschiedenheiten. Wie ich später noch im Einzelnen zeigen werde, wird darüber gestritten, ob die befruchtende Substanz nur in organisirtem oder auch in gelöstem Zustand zur Wirkung komme, ob die Befruchtung ein rein physiologischer oder zugleich auch ein morphologischer Vorgang sei. Ferner ist die Frage, welche Rolle die Kernsubstanz bei der Vererbung spiele, kaum ernstlich berührt worden.

Es erscheint mir daher bei dem Zuwachs, welchen unsere Kenntniss von der Zelle und dem Kern im letzten Jahrzehnt erfahren hat, als eine zeitgemässe und lohnende Aufgabe, das Problem der Befruchtung und Vererbung einer eingehenden kritischen Erörterung zu unterwerfen. Hierbei will ich die Gründe auseinandersetzen, welche mich jetzt mehr wie früher an der vor 10 Jahren aufgestellten Befruchtungstheorie festhalten lassen; zugleich werde ich auch die Theorie nach den verschiedenen Richtungen hin noch weiter auszubauen versuchen.

Das vorliegende Problem gliedert sich in drei Theile, welche in drei Capiteln besprochen werden sollen.

Im ersten Capitel ist der Nachweis zu führen, dass die Kernsubstanz allein der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklung anregt. Im zweiten Capitel werde ich die verschiedenen und zahlreichen Gründe zusammenstellen, welche sich dafür geltend machen lassen, dass der befruchtende Stoff oder die Kernsubstanz zugleich auch der Träger der Eigenschaften ist, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden. Im dritten Capitel wird sodann auf Grund der im ersten und zweiten Abschnitt gewonnenen Erfahrungen auf das Verhältniss einzugehen sein, in welchem Protoplasma und Kern der Zelle zu einander stehen.

Erstes Capitel.

Die Kernsubstanz ist der Befruchtungsstoff.

Es soll der Satz bewiesen werden, dass:

„die Kernsubstanz der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklungsprocesse erregt."

Hierfür spricht meiner Meinung nach: 1. der ganze Verlauf

des Befruchtungsprocesses selbst, 2. die Modification, welche der Vorgang bei solchen Eiern erleidet, die vor beendeter Reife, das heisst, vor oder während der Bildung der Richtungskörper, befruchtet werden, 3. die Thatsache, dass häufig die embryonale Entwicklung sich in ihren Anfangsstadien nur in einer Vervielfältigung des Kerns äussert.

1. Was den ersten Punct anbetrifft, so ist gleich hervorzuheben, dass sich die Befruchtung überall im Thierreich in wesentlich derselben Weise vollzieht.

Ein Samenfaden dringt in die Oberfläche des Dotters ein, hier bildet sich sein Kopf in ein kugeliges Kernchen um, das allmählich durch Aufnahme von Kernsaft etwas anschwillt und sich vom contractilen Faden ablöst. Wie nun früher der Samenfaden das Ei aufgesucht hat, so wandert jetzt der Spermakern in gerader Richtung dem Eikern entgegen, welcher sich gleichfalls, wenn auch viel langsamer, in Bewegung setzt. Beide Kerne, durch den Dotter einander entgegen strebend, treffen sich nach einiger Zeit, legen sich fest zusammen, platten sich mit den Berührungsflächen gegenseitig ab und verschmelzen nach einiger Zeit zu dem Keimkern.

Die unmittelbare Folge hiervon ist gewöhnlich der sofortige Eintritt der embryonalen Theilung. Auch diese beginnt wieder mit Veränderungen des Keimkerns, an welche sich dann erst in zweiter Linie Veränderungen des Protoplasma anschliessen.

Eine Analyse dieses Vorganges lehrt auf das Unzweideutigste, dass das Eindringen eines Samenfadens in das Ei an sich zur Befruchtung noch nicht genügt, sondern gleichsam nur die Einleitung oder der erste Schritt zu derselben ist. Die Verschmelzung der Substanz eines Spermatozoon mit der Eirinde ist nicht im Stande, auch nur irgend einen Entwicklungsprocess anzuregen; stets ist für das Zustandekommen der Befruchtung eine Reihe von Erscheinungen unerlässlich, welche sich im Innern des Dotters zwischen dem nucleinhaltigen Theil oder dem Kopf des Samenfadens und dem Eikern vollziehen. Unterbleibt die Kernverschmelzung aus irgend einer störenden Ursache, so unterbleibt nothwendiger Weise auch die Eifurchung.

Lehrreich ist hierfür eine Beobachtung, welche uns AUERBACH [1]) in seinen organologischen Studien mittheilt. Bei Ascaris nigrovenosa konnte er einmal beobachten, „dass die beiden Kerne

[1]) LEOP. AUERBACH, Organologische Studien. Heft II, pag. 217.

einander verfehlten. Sie drangen, von seitlich verschobenen Anfangspunkten ausgehend, gegen die Mittelgegend des Eies vor, zogen aber hier bei einander vorüber, ohne sich zu berühren, und jeder derselben drang bis weit hinein in die entgegengesetzte Eihälfte vor. Bald darauf starben die beiden Kerne ab, indem sie zackig und scharf contourirt wurden, womit die Weiterentwicklung des Eies definitiv sistirt war".

Das Eine ist also über allen Zweifel erhaben — worin mir übrigens auch alle Forscher, welche den Vorgang genauer verfolgt haben, zustimmen werden — dass die Kernsubstanz ein Befruchtungsstoff ist. Nur frägt sich jetzt, ob ausser ihr auch noch dem Protoplasma eine solche Bedeutung zuzuerkennen ist.

Hier liegt nun der Sachverhalt so, dass, wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, wir von der Geissel, welche wohl schliesslich mit dem Dotter verschmilzt, auch nicht irgendwelche wahrnehmbare Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sehen. Wenn wir uns bei unseren Deutungen allein an das Wahrnehmbare halten wollen, so können wir mit Recht nur das Eine sagen, dass die Geissel ein Bewegungsorgan ist und die Aufgabe hat, den Spermakern mit dem Ei in Berührung zu bringen. Die Annahme dagegen, dass die Geissel zugleich auch ein Befruchtungsstoff ist, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein.

Noch mehr offenbart sich die befruchtende Wirkung des Kerns in den Fällen, wo die Samenfäden in die Eizellen vor Abschluss ihrer vollständigen Reife eindringen, wie bei den Nematoden, Hirudineen, den Mollusken und anderen. Am Klarsten zeigen dies wohl die Nematoden, über welche die schönen Untersuchungen von van Beneden [1]) und Nussbaum [2]) handeln. Hier bleiben die grossen Samenkörper, welche die Gestalt einer Spitzkugel haben, längere Zeit nach ihrem Eindringen ganz unverändert in ihrer ursprünglichen Gestalt in der Eirinde liegen. Trotz ihres Eindringens kann der embryonale Entwicklungsprocess noch nicht beginnen, weil der Eikern, mit dem der Spermakern verschmelzen muss, noch nicht gebildet ist. Dies geschieht erst nach dem Hervorknospen der Richtungskörper; alsdann geht auch der eingedrungene Samenkörper als solcher zu Grunde, der Spermakern setzt sich in Be-

[1]) E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

[2]) Moritz Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Archiv für mikroskopische Anatomie 1884.

wegung, die Kernverschmelzung erfolgt, die embryonale Entwicklung beginnt.

Mit Recht unterscheidet daher van Beneden [1]) das Eindringen des Samenfadens als einen besonderen Act von der eigentlichen Befruchtung; er findet diesen Act in mancher Hinsicht vergleichbar der Einführung des Samens in die Geschlechtsorgane eines Weibchens und er wendet demgemäss, um die Einführung des männlichen Elements in den Körper des Eies zu bezeichnen, das Wort „Copulation der Geschlechtsproducte" an. Es copuliren also zwei vollständige Zellen mit einander, aber nur die Kerntheile befruchten, indem sie den Entwicklungsprocess anregen.

Hierfür sprechen drittens noch die Erscheinungen, welche wir bei den Eiern vieler Arthropoden beobachten. Im ersten Abschnitt der embryonalen Entwicklung theilt sich allein der Keimkern successive in eine grosse Zahl von Tochterkernen, während der Dotter relativ unverändert und ungetheilt bleibt. Die Befruchtung hat hier zunächst nichts anderes bewirkt als eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Individualisirung oder Zerlegung derselben in zahlreiche Centren.

Es lassen sich noch andere Gesichtspuncte für die These, welche wir an die Spitze des ersten Capitels gestellt haben, geltend machen; dieselben finden aber besser ihre Besprechung im folgenden zweiten Abschnitt.

Zweites Capitel.

Die befruchtende Substanz ist zugleich auch Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden.

Um die vorstehende Behauptung näher zu begründen, gehen wir am besten von dem auf Erfahrung beruhenden Satz aus: Alle auf geschlechtlichem Weg erzeugten Organismen ähneln im Allgemeinen beiden Eltern gleich viel, indem sie von Beiden Eigenschaften geerbt haben. Wir dürfen, wie es von Seiten Nägeli's [2]) geschehen ist, aus dieser Thatsache schliessen, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer

[1]) E. v. Beneden loco cit. pag. 138—39.

[2]) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884, pag. 109.

Theilchen empfangen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind. „Spermatozoon und Ei muss man sich", um mit PFLÜGER[1]) zu reden, „nothwendiger Weise als zwei im Wesentlichen gleichartige, eine neue Einheit zeugende Potenzen denken."

Wir wollen jetzt sehen, wie sich zu dieser theoretischen Annahme einer Aequivalenz der wirksamen Keimstoffe die Thatsachen stellen.

Nur bei den allerniedrigsten Organismen gleichen sich die beiderlei Geschlechtszellen, wie die schwärmenden Gameten von Acetabularia, indem sie in ihrer Gestalt und in ihrer Grösse übereinstimmen. Sie liefern die Fälle, auf welche STRASBURGER seine Befruchtungstheorie, dass sich Kern mit Kern, Protoplasma mit Protoplasma vereinige, gegründet hat.

Von diesen wenigen Fällen abgesehen, lehrt uns ein Überblick über das Organismenreich, dass die copulirenden Geschlechtszellen einander ausserordentlich ungleichwerthig an Grösse, Gestalt und chemischer Zusammensetzung sein können und dass im Allgemeinen diese Ungleichwerthigkeit von den niederen zu den höheren Organismen zunimmt. Es werden schliesslich die Samenfäden von einer ganz ausserordentlichen Kleinheit im Verhältniss zu den grossen Eiern, so dass sie in besonders extremen Fällen kaum den hundert Millionsten Theil der letzteren oder sogar noch viel weniger ausmachen.

Wir sehen somit, dass zwei an Masse ganz verschiedene Elemente die gleiche Vererbungspotenz besitzen. Es frägt sich, wie ist diese Thatsache mit dem Satz, der den Ausgangspunct unserer Erörterung bildet, in Einklang zu bringen.

Hier können zwei Hypothesen aufgestellt werden. (Siehe auch NÄGELI loco cit.) Entweder müssen wir annehmen, dass der männliche Keimstoff in demselben Maasse, als er an Quantität geringer ist, eine grössere Wirksamkeit als der weibliche Keimstoff hat, oder wir müssen zu der zweiten Hypothese greifen, dass die Geschlechtszellen aus verschiedenen Stoffen bestehen, von welchen die einen in Bezug auf die Vererbung wirksam, die anderen unwirksam sind, und dass die bedeutende Grössenzunahme der Eier auf Ansammlung unwirksamer Theile beruht.

Die erste Alternative können wir gleich fallen lassen, da sie Unterschiede in der Wirksamkeit gleichwerthiger Substanzen vor-

---

[1]) PFLÜGER, Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung pag. 563.

aussetzt, wie sie im organischen Leben sonst nicht vorkommen, und so werden wir denn die zweite Annahme näher zu prüfen und zu dem Zwecke mit einer Analyse der Geschlechtsproducte zu beginnen haben.

Eier und Samenfäden bestehen in der That aus verschiedenen morphologischen und chemischen Theilen. Beiden gemeinsam sind Kernstoff und Protoplasma; dazu gesellen sich beim Ei noch eine Summe in das Protoplasma eingelagerter Stoffe, die als Körnchen, Kügelchen, Plättchen oder Schollen erkennbar entweder aus Fett oder Eiweiss oder einem Gemenge beider bestehen. Auf der Anwesenheit letzterer beruht hauptsächlich die bedeutende Grössenzunahme der Eizelle. Über sie wird eine Meinungsverschiedenheit nicht existiren und man wird allgemein zugeben, dass sie zu den unwirksamen Keimstoffen zu rechnen sind, welche erbliche Eigenschaften nicht übertragen können.

Das Vorkommen solcher Dotterbestandtheile in dem Ei, ihr Fehlen in dem Spermatozoon erklärt sich daraus, dass sich im Organismenreich die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen von gleichen Ausgangspunkten aus nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt haben. Die Eizellen haben ihre Beweglichkeit eingebüsst und an Grösse zugenommen, indem sich in ihrem Protoplasma Reservestoffe, die später beim Eintritt der Entwicklungsprocesse aufgebraucht werden sollen, abgelagert haben. Die Spermazellen dagegen sind, um den Copulationsact zu ermöglichen, beweglich und klein, weil frei von allen Reservestoffen, geblieben. Die einen sind umgebildet in Anpassung an die Ernährung des nach der Befruchtung sich entwickelnden Embryo, die anderen im Interesse der zu vollziehenden Befruchtung.

Wenn wir nun aber auch von dem Nährmaterial ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwerthig hinsichtlich der Menge ihrer übrigen Bestandtheile. Denn schon die protoplasmatische Substanz einer grossen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse ausserordentlich viel mehr als die Gesammtsubstanz eines Spermatozoon. NÄGELI [1]) unterscheidet daher zwei verschiedene Arten von Protoplasma, eine Art, welche in gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in grossen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprocesse abspielen. Die

[1]) C. v. NÄGELI loco cit. pag. 20—30.

erstere bezeichnet er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Die Nothwendigkeit, diese beiden Substanzen zu unterscheiden, begründet NÄGELI in folgender Weise:

„Idioplasma und gewöhnliches Plasma" — sagt er — „habe ich als verschieden angegeben, weil mir dies der einfachste und natürlichste Weg scheint, um die ungleichen Beziehungen der Plasmasubstanzen zu den erblichen Anlagen zu begreifen, wie sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung deutlich werden. An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen grösseren Antheil an erblichen Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die specifische Eigenthümlichkeit des Idioplasma in der Anordnung und Beschaffenheit der Micelle, so lässt sich eine gleich grosse Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleichviel Idioplasma enthalten ist, und der überwiegende Erbschaftsantheil, der bald von der Mutter, bald vom Vater herstammen soll, muss dadurch erklärt werden, dass bald in der unbefruchteten Eizelle, bald in den mit derselben sich vereinigenden Spermatozoiden eine grössere Menge von Idioplasma sich befindet. Bestehen die Spermatozoiden bloss aus Idioplasma, so enthalten die nicht befruchteten Eizellen bis auf 999 Promille nicht idioplasmatisches Stereoplasma."

Idioplasma und gewöhnliches Plasma sind für NÄGELI nur aus theoretischen Speculationen gewonnene Begriffe. Er lässt es dahin gestellt, ob dieselben sich auf bestimmte mit dem Mikroskop unterscheidbare Substanzen anwenden lassen. Ich werde gleich zeigen, dass dies der Fall ist, und zwar, dass die Kerne der Sexualproducte den Anforderungen, welche die NÄGELI'sche Hypothese stellt, vollkommen genügen.

Die kleine Verdickung, welche als Kopf des Samenfadens bezeichnet wird, besteht, worin jetzt wohl alle Forscher einer Meinung sind, aus einer ziemlich consistenten Substanz, welche nicht nur die characteristischen Kernreactionen darbietet, sondern auch, wie FLEMMING neuerdings bewiesen hat, sich aus dem Kern der Samenmutterzelle ableitet.

Desgleichen sind alle reifen Eier mit einem Kern versehen, welcher von dem Kern des unreifen Eies oder dem Keimbläschen

verschieden und von einer sehr geringen Grösse ist. Dass ein solcher stets vorhanden ist und dass von der Eizelle überhaupt niemals ein kernloser Zustand durchlaufen wird, habe ich [1]) an den Eiern von Nephelis, Asteracanthion und anderen Objecten zu beweisen gesucht, nachdem ich dafür schon vorher in meiner Habilitationsschrift: Über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, eingetreten war.

Trotzdem die Eier im Thierreich an Volum so ausserordentlich variiren und an Reichthum des Protoplasma und des Dotters im höchsten Maasse schwanken, erscheint der Eikern doch überall von ziemlich gleicher Grösse und hat bei einem mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbaren Ei nur wenig geringere Durchmesser, als zum Beispiel in einem reifen Froschei, in welchem er von mir an feinen Durchschnitten bei sorgfältiger Durchmusterung mit starken Vergrösserungen als winziges Bläschen entdeckt worden ist [2]).

Im Vergleich zum kernhaltigen Theil des Spermatozoon ist zwar der Eikern etwas grösser, enthält aber trotzdem wohl nicht viel mehr feste Kernsubstanz, weil seine Masse durch einen grösseren Gehalt an Kernsaft eine geringere Consistenz darbietet. Es wird dies durch Erscheinungen bewiesen, die sich bei der Befruchtung selbst abspielen.

Bei den meisten thierischen Eiern nämlich wächst nach dem Eindringen des Samenfadens der ursprünglich kleine Spermakern, während er zu dem weiblichen Kern hinwandert, zu derselben Grösse wie dieser an, wahrscheinlich durch Aufnahme von Kernsaft, so dass schliesslich beide vor ihrer Verschmelzung einander vollständig gleichwerthig sind. Das beobachten wir bei Würmern (Nematoden, Hirudineen, Chaetognathen) bei allen Mollusken und bei Wirbelthieren (Säugethieren und Amphibien).

In seltneren Fällen sind die beiden geschlechtlich differenzirten Kerne, wenn sie sich unter einander verbinden, verschieden gross, wie bei den Eiern der Seeigel; doch besteht hier augenscheinlich der kleinere Spermakern, wenn wir aus seinem Verhalten gegen Osmiumsäure und Farbstoffe Schlüsse ziehen dürfen, aus einer dichteren Substanz, so dass wir trotz der Grössenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandtheile annehmen dürfen.

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. Morphol. Jahrbuch Bd. III. 1877. Theil III. Morphol. Jahrbuch Bd. IV. 1878.

[2]) Oscar Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.

Auch habe ich schon in einer früheren Arbeit [1]) an Beispielen beweisen können, dass die verschiedene Grösse des Spermakerns wesentlich bedingt wird durch den Zeitpunkt, in welchem die Befruchtung erfolgt, ob sie vor oder während der Entwicklung der Richtungskörper der Eizelle geschieht, oder erst nachdem diese bereits gebildet sind.

Bei Asteracanthion habe ich sogar auf experimentellem Wege durch Veränderung des Zeitpunctes der Befruchtung die Grösse des Spermakerns direct beeinflussen können. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe Richtungskörper und Eikern schon vorhanden sind, so muss der Spermakern bis zum Eintritt der Verschmelzung längere Zeit im Dotter verweilen und schwillt mittlerweile zu derselben Grösse wie der Eikern an. Wenn letzterer dagegen nach Abschnürung der Richtungskörper schon vor der Befruchtung seine endgültige Beschaffenheit erlangt hat, so verweilt der Spermakern als selbständiger Körper nur kurze Zeit im Dotter, da er gleich nach seinem Eindringen schon die Verschmelzung eingeht. Er bleibt dann klein, wahrscheinlich weil er sich in diesem Falle nicht in demselben Maasse wie sonst mit Kernsaft hat durchtränken können.

Noch mehr als die angeführten Thatsachen sprechen für die Aequivalenz von Ei- und Spermakern die Beobachtungen, welche in diesem Jahre van Beneden [2]) über den Befruchtungsvorgang von Ascaris megalocephala veröffentlicht hat. Durch sorgfältigste Untersuchung hat der belgische Forscher zeigen können, dass die beiden gleich grossen Kerne, wenn sie sich nach ihrer Aneinanderlagerung zur Spindel umbilden, regelmässig vier Schleifen hervorgehen lassen, von welchen zwei von dem Chromatin des Eikerns, die zwei andern vom Chromatin des Spermakerns abstammen. Bei der Furchung spalten sich die vier Schleifen und vertheilen sich in gesetzmässiger Weise so, dass jede Tochterzelle zwei männliche und zwei weibliche Schleifentheile erhält. Nach diesen wichtigen Beobachtungen liefern also Ei- und Spermakern nicht allein gleiche Substanzmengen dem Furchungskern, sondern vertheilen sich auch noch weiter gleichmässig auf die Abkömmlinge desselben.

Desgleichen ist auch ein besonderes Gewicht auf das von mir entdeckte und seitdem vielfältig bestätigte Gesetz zu legen, dass

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Theil III. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878 pag. 171.

[2]) E. v. Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883 pag. 382.

die normale Befruchtung, welche eine regelmässige Entwicklung anregt, stets nur durch ein einziges Spermatozoon ausgeführt wird.

Ich glaube, den Namen Gesetz hier anwenden zu dürfen. Denn die Beobachtungen, nach denen im Innern des Eies bald nach Vornahme der Befruchtung stets nur zwei Kerne in Verschmelzung gesehen werden, sind ausserordentlich zahlreiche, sie sind von den verschiedensten Forschern, wie AUERBACH, BÜTSCHLI, SELENKA, v. BENEDEN, FLEMMING etc. in übereinstimmender Weise gemacht worden und erstrecken sich fast über alle Abtheilungen des Thierreichs. Desgleichen wird für die phanerogamen Pflanzen angegeben, dass nur ein Pollenschlauch befruchte.

In allen mir bekannten Fällen, in denen man mehrere Spermakerne mit dem Eikern wirklich hat verschmelzen sehen, war das Ei nicht mehr vollkommen lebenskräftig.

Allerdings wird von manchen Forschern auch die Befruchtung durch mehrere Samenfäden für normal gehalten.

SCHNEIDER [1]) gibt solches sogar für die viel untersuchten Eier der Echinodermen an, ist aber alsbald von NUSSBAUM [2]), v. BENEDEN [3]) und EBERTH [4]) mit Entschiedenheit berichtigt worden.

Andere Forscher, wie BAMBEKE [5]), KUPFFER [6]) etc. lassen in die dotterreichen Eier der Amphibien und Cyclostomen mehrere Samenfäden eindringen. Aber selbst wenn wir dies zugeben, ist damit noch keine Ausnahme von der Regel geschaffen. Denn das Eindringen des Spermatozoon in das Ei ist, wie schon oben gesagt, gleichsam nur die Einleitung zum Befruchtungsact, vollzogen ist derselbe erst nach eingetretener Kernverschmelzung. Für die Amphibien und Cyclostomen müsste daher erst noch der Nachweis geführt werden, dass sich mit dem Eikern nun auch wirklich mehrere Spermakerne verbinden. Das ist aber nicht geschehen, dagegen ist für das Froschei sogar die Verschmelzung zweier

---

1) A. SCHNEIDER, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883. Derselbe, Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 252.

2) M. NUSSBAUM. Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte. loco cit.

3) E. v. BENEDEN loc. cit. pag. 407.

4) C. J. EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin Nr. 14.

5) BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des Batraciens 1876.

6) KUPFFER, Über active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsacte bei Bufo variabilis und vulgaris. München 1882. 4. Math. phys. Cl.

Kerne von mir nachgewiesen worden[1]). Zu demselben Resultat ist neuerdings auch BORN[2]) bei Untersuchung des Froscheies gelangt.

Alle Thatsachen sprechen somit dafür, dass normal nur ein Spermatozoon befruchtet; es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit einer Befruchtung durch mehrere Samenfäden anzunehmen, wie es HENSEN[3]) in seinem Artikel über die Physiologie der Zeugung auf Grund der vorliegenden Literatur noch glaubte thun zu müssen. Auch nach dieser Richtung ergibt sich eine Aequivalenz der von mütterlicher und väterlicher Seite gelieferten Bestandtheile, indem sich stets eine männliche mit einer weiblichen Zelle zur Hervorbringung einer neuen Individualität verbindet.

Bis jetzt ist unsere Argumentation allein von der Aequivalenz der männlichen und weiblichen Anlagen ausgegangen. Es lassen sich aber auch direct Gründe dagegen vorbringen, dass der contractile Faden des Spermatozoon eine Vererbungspotenz besitze. Derselbe besteht nämlich nicht aus einfachem Protoplasma, wie der protoplasmatische Körper des Eies, sondern ist ein Plasmaproduct, er ist, wie die Muskelfibrille, ein zu einem bestimmten Arbeitszweck angepasstes und umgewandeltes Plasma. Von einer Substanz aber, welche Anlagen der Eltern auf das Kind übertragen soll, werden wir annehmen müssen, dass sie sich noch in einem ursprünglichen, histologisch undifferenzirten Zustand befindet. Von diesem Gesichtspunct aus betrachtet kann der contractile Faden des Spermatozoon, wie auch SACHS jetzt annimmt, nur die einzige Bedeutung eines Bewegungsorgans haben, welches die Aufgabe hat, den allein befruchtenden Kernstoff mit der Eizelle in Berührung zu bringen.

Durch die vorausgegangenen Erörterungen glaube ich zum Wenigsten sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, dass das Nuclein die Substanz ist, welche nicht allein befruchtet, sondern auch die Eigenschaften vererbt und als solche dem Idioplasma NÄGELI's entspricht.

NÄGELI und ich sind also auf ganz verschiedenen Wegen zu demselben Ziel gelangt. Während jener durch theoretische Erwägungen allein geleitet den Begriff Idioplasma geschaffen hat,

---

1) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.

2) BORN, Über die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 16. 1884.

3) HENSEN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. Artikel: Zeugung.

und daher auch vom Idioplasma, welchem er eine netzförmige Structur zuschreibt, nicht aussagen kann, wo es im Ei und im Samenfaden zu suchen ist, bin ich von Beobachtungsthatsachen ausgegangen. Wir haben theoretische Erwägungen an sie anknüpfend gesehen, dass Alles dass, was Nägeli zur Characteristik des Idioplasma gebraucht, für die Kernsubstanz zutrifft. In ihr haben wir einen vom Ernährungsplasma unterscheidbaren Eiweisskörper kennen gelernt, der in kleinen aber etwa aequivalenten Mengen im Ei und Samenfaden vorhanden ist und bei der Befruchtung sich zu einer gemischten Anlage verbindet.

Von der männlichen und weiblichen Kernsubstanz lehrt uns die Beobachtung ausser ihrer Aequivalenz noch eine weitere sehr wichtige Eigenschaft, auf welche Nägeli aus theoretischen Gründen gleichfalls geführt worden ist; ich meine die Eigenschaft, dass sich *das Nuclein vor, während und nach der Befruchtung in einem organisirten Zustand befindet.*

Bereits in meinen Abhandlungen über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies habe ich den Nachweis zu führen gesucht, dass *die Befruchtung nicht nur ein chemisch physicalischer Vorgang, wie die Physiologen meist anzunehmen pflegten, sondern gleichzeitig auch ein morphologischer Vorgang ist, insofern ein geformter Kerntheil des Spermatozoon in das Ei eingeführt wird, um sich mit einem geformten Kerntheil des letzteren zu verbinden.*

Da die Frage eine allgemeinere Tragweite hat, zur Zeit aber noch nicht als nach allen Richtungen geklärt betrachtet werden kann, wollen wir hier auf dieselbe ausführlicher eingehen.

Zwei entgegengesetzte Ansichten stehen sich auf diesem Gebiete gegenüber, eine Ansicht, welche zuerst auf Grund von Beobachtungen von mir scharf formulirt worden ist und nach welcher die Befruchtungsstoffe als morphologische Theile, das heisst, im organisirten Zustand wirken sollen, und eine zweite Ansicht, nach welcher eine Auflösung und eine Neu-Organisation der Befruchtungsstoffe stattfinden soll.

Theoretische Gründe sowohl als auch Beobachtungen sind für jede dieser Ansichten von verschiedenen Seiten in das Feld geführt worden.

Gehen wir zuerst auf die theoretischen Erwägungen ein, welche Pflüger, Hensen und Nägeli angestellt haben.

Pflüger hat sich vor einem Jahre gegen die Erhaltung der

Kernsubstanz als solcher ausgesprochen. In seinen Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier bezeichnet er die Zeugung als „einen physiologischen Vorgang, bei dem es sich um die specifischen Wirkungen der Molecüle und Atome auf einander handelt, welche unabhängig von dem Aggregatzustande sind, also einem allgemeinen morphologischen Gesetz nicht unterthan sein müssen. Man werde für die Zeugung vielleicht niemals eine anatomische Definition finden, weil es principiell keine geben könne."

PFLÜGER setzt veraus, dass „wenigstens in gewissen Perioden flüssiger Aggregatzustand der zeugenden Stoffe, weder Zellsubstanz noch Kern, sondern werdender Urstoff vorhanden sei". Der neue Kern sei mit einem Worte kein morphologisches Derivat des alten Kerns; die organisirte Substanz des jungen Kerns leite sich direct von nicht organisirter, das heisst, gelöster Materie ab, krystallisire gleichsam aus ihr heraus. Die freie Zellbildung hält PFLÜGER für eine philosophische Nothwendigkeit.

Anders urtheilen HENSEN und NÄGELI.

Ersterer [1]) bezeichnet meine Auffassung der Befruchtung als eine glückliche. „Sie vertiefe unsere Kenntniss von dem Befruchtungsvorgang, indem sie zu den bisher nur in Betracht gezogenen chemischen und physicalischen Momenten noch hinzufüge das für die Lebenserscheinungen (und die Vererbung) so bedeutsame morphologische Moment, dass nämlich die Materie in bestimmter Formung mitwirke". Er fügt hinzu, dass damit auch alle neueren Erfahrungen über die wichtige Rolle, welche der Kern bei der Zelltheilung spiele, sogleich für die Befruchtungslehre zur Geltung kommen.

Von anderen Voraussetzungen ausgehend, wird NÄGELI [2]) in seinem neuesten Werk „die mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre", zu einem gleichen Ergebniss geführt. Es erscheint ihm als „eine physiologische Unmöglichkeit, dass eine Befruchtung durch eindringende gelöste Stoffe erfolgen könne. Solche können nur zur Ernährung dienen, aber nicht Eigenschaften übertragen. Zwischen den Vorgängen bei der Befruchtung und der Ernährung bestehe ein grosser Unterschied. Bei letzterer sei es eben vollkommen gleichgültig, woher das Eiweiss, durch welches das Kind wächst, stamme, ob von der Mutter, von der Amme, von

[1]) HENSEN, Handbuch der Physiologie. Bd. VI. Artikel: Zeugung pag. 126.

[2]) C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884 pag. 109—111 und 215—220.

der Kuhmilch etc., wiewohl diese Nahrungsmittel wegen ihrer Mischung mehr oder weniger zuträglich sein können. Diese Stoffe werden eben in gelöstem, also unorganisirtem Zustand dem Organismus einverleibt. Das Asparagin- oder Peptonmolecül, selbst das Eiweissmolecül des männlichen Befruchtungsstoffes, habe nichts voraus vor jedem anderen Asparagin, Pepton oder Eiweissmolecül, sowenig als das Thonmolecül von einer zerbrochenen griechischen Vase irgend etwas mehr wäre als das Thonmolecül von einem ganz gewöhnlichen Backstein."

Die Vererbung specifischer Eigenschaften bei der geschlechtlichen Fortpflanzung lässt nach Nägeli nur die eine Erklärung zu, dass die Anlagen bloss durch feste (unlösliche), nicht durch gelöste Stoffe übertragen werden. Nägeli nennt diese Stoffe, vermöge der eigenartigen und complicirten Anordnung fester Theilchen oder Micellen, das Idioplasma und lässt in dasselbe unter dem Einfluss der bereits vorhandenen, festen Theilchen sich die neu eintretenden gelösten Substanzen einordnen. Nur eigenthümliche Gruppen von Micellen können sich nach seiner Ansicht als Anlagen bewähren und die plastischen Bildungen hervorbringen, in welche sich die Anlagen entfalten.

An einer anderen Stelle [1]) heisst es: „Wenn die Anordnung der Micellen die specifischen Eigenschaften des Idioplasma begründet, so muss das letztere eine ziemlich feste Substanz darstellen, in welcher die Micellen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micellen die bestimmte Anordnung zu sichern vermag. Nun ist aber das gewöhnliche Plasma ein Gemenge von flüssigem und festem Plasma, wobei die Micellverbände der unlöslichen Modification, wie dies für das strömende Plasma nicht anders angenommen werden kann, sich mit grosser Leichtigkeit gegenseitig verschieben."

Die auf theoretischem Gebiet bestehende Meinungsdifferenz über das Wesen der Befruchtung lässt sich durch Beobachtung entscheiden, wenn meine Ansicht von der Bedeutung der Kernsubstanzen die richtige ist. Zwar schweben auch hier noch Streitigkeiten darüber, ob die Befruchtung durch gelöste oder durch geformte, organisirte Kernstoffe zu Stande komme; doch hat hier ganz offenbar die letztere Meinung von Jahr zu Jahr mehr an Boden gewonnen.

[1]) Nägeli loco cit. pag. 27.

Als ich die Befruchtung durch geformte Kerntheile in meiner Untersuchung über Toxopneustes lividus beschrieb, fand meine Lehre zunächst Widerspruch durch VAN BENEDEN, STRASBURGER und FOL, welche zum Theil an anderen Objecten den Befruchtungsvorgang untersucht hatten.

VAN BENEDEN[1]) konnte bei Eiern von Säugethieren nie ein Spermatozoon in den Dotter eindringen sehen, dagegen häufig beobachten, dass deren mehrere mit ihrem Kopfe fest der Dotteroberfläche aufsassen. „Die Befruchtung" schloss er, „bestehe daher wesentlich in der Vermischung der Spermasubstanz mit der oberflächlichen Schicht der Dotterkugel." In letzterer soll sich dann wenigstens theilweise auf Kosten der aufgelösten Spermasubstanz ein männlicher Vorkern entwickeln, während gleichzeitig im Centrum des Eies aus Bestandtheilen desselben ein weiblicher Vorkern gebildet werde.

STRASBUGER[2]), welcher bei seiner Auffassung der Befruch-

---

[1]) ED. VAN BENEDEN, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères etc. Bulletins de l'académie royale de Belgique 2me sér. t. XL 1875. pag. 11. Von dieser Arbeit bemerkt van BENEDEN in seinem Werk (Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire pag. 53), dass sie vor meiner Habilitationsschrift erschienen sei. Er erklärt daher: En établissant que les deux éléments nucléaires diffèrent entre eux par leurs caractères aussi bien que par leur origine et par leur lieu de formation, en exprimant l'idée que le pronucleus central est un élément ovulaire, l'autre un dérivé des zoospermes, j'ai donné, et cela avant que le travail de O. HERTWIG ait paru, l'intreprétation universellement admise aujourd'hui de la signification des pronucleus. Demgegenüber muss ich hervorheben, dass der Thatbestand ein anderer ist.

Van BENEDEN's Schrift ist erschienen in der Decembernummer der Bulletins 1875. Meine Arbeit ist bereits gedruckt am 25. October 1875 der medicinischen Facultät zu Jena behufs meiner Habilitation eingereicht worden. Sie ist sowohl als selbständige Schrift im Buchhandel erschienen als auch im morphologischen Jahrbuch, Jahrgang 1875. Die Versendung der Freiexemplare fand in den nächsten Tagen nach meiner Habilitation Anfang November statt.

Ich füge noch hinzu, dass meine Habilitationsschrift mehrfach als in dem Jahre 1876 erschienen citirt wird, weil der erste Band des morphologischen Jahrbuchs auf dem Titelblatt fälschlicher Weise die Jahreszahl 1876 anstatt 1875 trägt.

[2]) STRASBURGER, 1. Über Zellbildung und Zelltheilung 2. Auflage 1876 pag. 305—314.

2. Über Befruchtung und Zelltheilung 1878 pag. 75—78.

tung vom Studium der Coniferen ausgegangen ist, findet bei diesen, dass der Inhalt des Pollenschlauches jedenfalls in gelöster Form in das Ei eindringe, weil er die Cellulosemembran zu passiren habe, und er stellt in Folge dessen den Satz auf, „dass es sich bei der Befruchtung nicht um die Kerne der Spermatozoiden als morphologische Elemente, sondern um die Substanz dieser Kerne als physiologisches Element handle." „Bei der Kiefer und der Fichte gehe die Befruchtung unmöglich anders als durch Diffusion vor sich." „Auch bei dem Eikern, wo er erhalten bleibe, handele es sich nicht um das morphologische Element, sondern nur um dessen Substanz. Daher könne man auch dort, wo die Kernsubstanz sich nicht im Eiplasma vertheile, von einem kernlosen Zustande des Eies vom morphologischen Standpunkte aus sprechen."

Fol [1]) welcher zwar das Eindringen des Spermatozoon in das Ei am Genauesten verfolgt hat, bestreitet, dass der Kopf desselben aus dem Kern der Samenmutterzelle gebildet werde; das Spermatozoon entwickele sich vielmehr aus Protoplasma nach Ausschluss der Kernsubstanz. Auch verändere sein Körper nach dem Eindringen in den Dotter seine Gestalt und wachse durch Aufnahme von Eiprotoplasma. „Le pronucléus mâle" — erklärt Fol, — „qui a tous les caractères d'un véritable noyau, est donc formé par l'alliance de deux protoplasmes qui n'ont subi aucun mélange avec la substance de noyaux préformés. Le pronucléus mâle ne descend à aucun titre, pas même en partie, d'un noyau plus ancien; il est de formation nouvelle."

Zu den am meisten von den meinigen abweichenden Ergebnissen ist vor einigen Jahren Anton Schneider [2]) durch Untersuchung von Asteracanthion und Hirudineen gelangt. Er bestreitet überhaupt die Existenz eines Samenkerns; er lässt viele Spermatozoen in den Dotter dringen, sich auflösen und spurlos verschwinden. Die Kerne, die man in der Eizelle beobachte, sollen abstammen von der Substanz des Keimbläschens, welches sich auflöse und im Dotter vertheile.

Demgegenüber habe ich jeder Zeit an meiner ursprünglichen Auffassung und „einfacheren Erklärung" des Befruchtungsvorganges

---

[1]) Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. 1879 pag. 260.

[2]) A. Schneider, 1. Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 252.

2. Über Befruchtung der thierischen Eier. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 426.

festgehalten, dass „das Spermatozoon als solches in den Dotter eindringt und dass sein Kern hier eine oft beträchtliche Vergrösserung durch Imbibition mit Kernsaft bis zur Copulation mit dem Eikern erfahren kann."

Zur Motivirung dieses Standpunktes lenkte ich in meiner zweiten Abhandlung über Bildung und Befruchtung des Eies die Aufmerksamkeit [1]) auf folgende Gründe:

1. „Bei Coniferen kann wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die feine Membran an der Spitze des Pollenschlauchs vor dem Übertritt seines Inhalts in das Ei zum Theil aufgelöst wird."

2. „Bei Hirudineen, Säugethieren etc. ist die Dotterhaut kein Hinderniss für das Eindringen der Spermatozoen, da sie in grosser Anzahl innerhalb derselben beobachtet worden sind. Hier können sie also direct in das membranlose Eiplasma sich einsenken."

3. „Eine grössere Zunahme des Spermakerns innerhalb des Dotters vor der Copulation mit dem Eikern hat häufig durch directe Beobachtung nachgewiesen werden können. Es sprechen daher Grössendifferenzen zwischen dem Spermakern und dem Körper des Spermatozoon nicht gegen ihre Identität."

4. „Bei Toxopneustes lividus verstreichen zwischen der Vornahme der künstlichen Befruchtung und dem Auftreten des Spermakerns nur wenige Minuten. Es muss als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass sich in diesem kurzen Zeitraum die Spermasubstanz auflösen, mit dem Eiplasma vermischen und sich gleich darauf wieder zu einem kleinen Kern ansammeln soll. Jedenfalls lässt sich die Bedeutung dieses Vorgangs nicht verstehen, da das Endziel desselben in einfacherer Weise auf directem Wege erreicht werden kann."

Es ist mir erfreulich zu constatiren, dass für diese Ansicht von Jahr zu Jahr eine grössere Summe von Beobachtungsmaterial angesammelt worden ist, und dass vor allen Dingen jetzt auch Strasburger und van Beneden für sie eingetreten sind.

Ich stelle hier nur kurz die Beobachtungen von Selenka, Flemming, Strasburger, Nussbaum, van Beneden und Eberth zusammen.

---

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung etc. II. Abhandl. Morph. Jahrbuch. Bd. III pag. 74—75.

Nach SELENKA [1]) dringt das Spermatozoonköpfchen in den Eiern der Echiniden bis in das Centrum vor, umgeben von einer Dotterstrahlung. Dabei beginnt der Hals des Spermatozoonköpfchens anzuschwellen und an Grösse stetig zu zu nehmen, bis er ungefähr den Dritteldurchmesser des Eikerns erreicht hat und mit ihm verschmilzt.

Sehr werthvoll sind die Angaben von FLEMMING [2]) über die Entstehung der Samenfäden. Indem er dieselbe bei Salamandra maculata verfolgte, konnte er auf das unzweifelhafteste feststellen, was schon von anderen Forschern auf Grund minder eingehender Untersuchungen behauptet worden war, dass der Kopf des Spermatozoon aus dem Kern der Spermatocyte hervorgeht, dass es aber nicht der ganze Kern, sondern die tingirbare Substanz desselben ist, welche zum Samenfadenkopf wird. Somit bewies er die Unhaltbarkeit der Meinung FOL's, nach welcher sich das ganze Spermatozoon aus Protoplasma entwickeln solle.

In einer darauf folgenden Arbeit bestätigte FLEMMING [3]) in vollem Maasse die Richtigkeit meiner Darstellung des Befruchtungsvorganges. Da sich die Spermatozoenköpfe in Essigcarmin sehr intensiv färben, so benutzte er dieses Mittel um zu zeigen, dass der Spermatozoenkopf als solcher in den Dotter des Eies eindringt und hier zunächst seine Gestalt fast unverändert beibehält, dass er sich dann zum Spermakern, der mit dem Eikern verschmilzt, umwandelt. „Derselbe zeigt sich", erklärt FLEMMING „nach seiner Masse und nach der Stärke seiner Färbung so durchaus dem Samenfadenkopf entsprechend, dass an seiner Entstehung aus diesem nicht zu zweifeln ist." Er stellt daher ebenfalls für die Befruchtung den Satz auf: „Es vereinigt sich im Furchungskern das Chromatin eines männlichen und eines weiblichen Kerngebildes."

Zu ähnlichen Anschauungen über den Befruchtungsvorgang bei Pflanzen ist neuerdings auch STRASBURGER [4]) gelangt. Aus-

---

[1]) E. SELENKA, Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. 1878.

[2]) W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil II. 1880. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII. pag. 240.

[3]) W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. 1881. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX pag. 13—35.

[4]) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882 pag. 252.

gehend von der Thatsache, dass freie Kernbildung sonst nirgends mehr im Pflanzenreich gegeben ist, nimmt er auch für die Befruchtungsvorgänge an, dass es auf die Erhaltung der Kernsubstanz als solche ankomme. Für copulirende Spirogyren habe er früher die Angabe gemacht, dass der Zellkern während des Befruchtungsvorgangs schwinde. Indessen sei jetzt dieser störende Fall aus der Befruchtungslehre geschwunden, da es sich bei Anwendung richtiger Tinctionsmethoden, wie SCHMITZ zuerst fand, erkennen lasse, dass der Zellkern factisch erhalten bleibe, ja dass die Kerne beider Zellen copuliren.

VAN BENEDEN [1]) und NUSSBAUM [2]) handeln über die Befruchtungsvorgänge bei Nematoden. Sie lehren, dass die Spermatozoen ächte Zellen sind, die aus Spermatocyten entstehen und einen als Kern zu deutenden, in Carmin färbbaren Theil besitzen. Normaler Weise dringt nur ein solches Spermatozoon in ein Ei ein, wobei es im Dotter noch längere Zeit seine Gestalt vollkommen beibehält. Später verbindet sich der färbbare Theil oder der Spermakern, ohne sich zuvor aufgelöst zu haben, und nachdem er eine beträchtliche Grössenzunahme erfahren hat, mit dem Eikern.

Endlich hat in neuester Zeit wieder EBERTH [3]) den Befruchtungsvorgang am Echinidenei untersucht und dabei die ganz irrthümlichen Angaben SCHNEIDER's zurückgewiesen, indem er ebenfalls constatiren konnte, dass der Kopf des Spermatozoon sich niemals auflöst, sondern etwas aufquillt und zum Spermakern wird.

Nach allen diesen sorgfältigen Untersuchungen können wir es als ein gesichertes Ergebniss betrachten:

1) dass der Kopf des Samenfadens direct vom Nuclein der Spermatocyte abstammt,
2) dass er bei der Befruchtung direct in den Spermakern übergeht.

Bei meiner Befruchtungs- und Vererbungstheorie kommt es nun aber nicht nur darauf an, den continuirlichen Zusammenhang des Spermakerns mit vorausgegangenen Kerngenerationen der Bildungszellen nachgewiesen zu haben, nicht minder nothwendig ist es, dass auch der Eikern keine Neubildung ist. Der

---

[1]) ED. v. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.

[2]) M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.

[3]) EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin. No. 14.

sichere Nachweis dieses Verhältnisses ist mit grösseren Schwierigkeiten verknüpft.

Vor zehn Jahren noch herrschte fast allgemein die Annahme, dass die Eizelle in ihrer Entwicklung vorübergehend kernlos sei. Derselben trat ich in meiner Habilitationsschrift entgegen, in welcher ich die These aufstellte: „die Eizelle durchläuft in ihrer Entwicklung kein Monerenstadium.“ Ich wies nach, wie man Keimbläschen und Eikern früher vielfältig verwechselt und letzteren an grossen Eiern übersehen und sie daher für kernlos erklärt habe, ich suchte darzuthun, dass der Eikern direct vom Keimfleck des Keimbläschens abstamme. Dieser letztere Theil meiner Ansicht war ein irrthümlicher. BÜTSCHLI's [1]) Untersuchungen ergaben, dass die Bildung der Richtungskörper zwischen die Rückbildung des Keimbläschens und das Auftreten des Eikerns fällt. Diesen Process hatte ich bei den Echiniden, weil er sich schon im Ovarium vollzieht und nicht leicht zu beobachten ist, anfänglich übersehen, entdeckte [2]) ihn aber bald darauf gleichzeitig mit FOL [3]), so dass ich selbst meine ältere irrthümliche Beobachtung und Angabe berichtigen konnte.

Die Abstammung des Eikerns vom Keimbläschen ergab sich jetzt als ein weit complicirterer und als ein in seinem Detail schwerer zu verfolgender Vorgang. Wie ich an den Eiern von Asteracanthion, Nephelis und Pteropoden klarzulegen suchte [4]), fällt das Keimbläschen einer Metamorphose anheim, bei welcher sich einzelne Theile auflösen, desorganisirt werden und sich im Eiplasma vertheilen (Kernmembran, Kernsaft), während ein Theil der färbbaren Substanz oder des Nucleins, welcher vorzugsweise im Keimfleck enthalten ist, sich zur Richtungsspindel umbildet. Die Richtungsspindel macht dann bei der Hervorknospung der Richtungskörper, welche ich nach wie vor für rudimentäre Zellen erkläre, zweimal einen

---

[1]) BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung etc. 1876.

[2]) OSCAR HERTWIG, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrbuch Bd. III 1877. Vorläuf. Mittheil.

[3]) FOL, Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus 1877.

[4]) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Theil II und III. Morph. Jahrbuch. Bd. III 1877 und Bd. IV. 1878.

Kerntheilungsprocess durch. Bei der letzten Kerntheilung entsteht aus einem der Theilungsproducte der Eikern. Somit ist in der Eizelle die Continuität der Kerngenerationen niemals unterbrochen. Es finden Kernumbildungen, aber keine Kernneubildungen statt. „Omnis nucleus e nucleo", wie später FLEMMING den Ausspruch VIRCHOW's „Omnis cellula e cellula" nachahmend, sich ausgedrückt hat.

Es wird gut sein, wenn wir uns bei dieser Gelegenheit über die Begriffe „Kernauflösung" und „Kernumbildung" verständigen.

Von einer Kernauflösung würde ich nur dann sprechen, wenn sämmtliche organisirten festen Theile, wie Membran, Kerngerüst und Nucleolen entweder verflüssigt oder in kleine Partikeln getrennt und im Protoplasma diffus vertheilt würden, ohne noch weiterhin Beziehung untereinander zu unterhalten, so dass sie, vielleicht auch chemisch verändert, nicht wieder sich zu einem Kern vereinigen können. Solchen Auflösungsprocessen unterliegen bei der Reifung des Eies gewisse Kernbestandtheile, so z. B. die Kernmembran, zum Theil auch, wenigstens bei den multinucleolären Keimbläschen, die Nucleinsubstanzen und das achromatische Kerngerüst.

Als Umbildung des Kerns würde ich es dagegen bezeichnen, wenn derselbe zwar seine alte Form verliert, einzelne Theile aber eine neue gesetzmässige Anordnung annehmen. So haben wir es, um ein Beispiel anzuführen, mit Umbildungsprocessen zu thun, wenn der Kern bei der Theilung seine Bläschenform verliert, die Nucleolen in kleine zu einer neuen Structur vereinte Körnchen zerfallen, die Nucleinkörner sich zu Fäden und Schlingen anordnen, aus denen schliesslich wieder bläschenförmige Kerne hervorgehen. Hier bleibt trotz grosser Umwandlungen das Kernmaterial im Stadium der Ruhe wie im Stadium der Thätigkeit organisirt.

In diesem Sinne gehen nun auch am Keimbläschen, wenn das Ei reift, neben einer wirklichen Auflösung Umbildungsprocesse vor sich. Bei Asteracanthion glaube ich dieselben am genauesten verfolgt zu haben und halte ich an meiner Darstellung trotz des Widerspruchs von v. BENEDEN [1]) auch jetzt noch fest. Hier sieht man den Nucleolus (wie auch sonst bei der Einleitung zur Kerntheilung) in kleine Körnchen zerfallen, die — ob zum Theil

---

[1]) ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation etc. 1883.

oder sämmtlich, bleibe dahingestellt — eine unbedeutende Lageveränderung nach dem Orte zu erfahren, wo wir bald eine charakteristische Kernspindel deutlich erkennbar machen können. Ähnliches beobachtete ich bei Pteropoden und bei Nephelis.

Im Übrigen stehe ich mit dieser Auffassung nicht mehr isolirt da.

FOL [1]) erkennt an, dass Theile des Keimbläschens in die Bildung des Eikerns mit eingehen. (Le pronucleus femelle est un alliage d'une très-petite quantité de substance dérivée de la vésicule germinative avec une grande quantité de protoplasme cellulaire.)

In seinem Buch über Bau und Wachsthum der Zellhäute spricht STRASBURGER [2]) den Satz aus, dass eine freie Kernbildung (mit scheinbarer Ausnahme der Kerne der Pollenschläuche) sonst nirgends mehr im Pflanzenreiche gegeben ist. Er deutet darauf hin, dass uns die Vorgänge bei der Zelltheilung lehren, wie ein Kern auch in einzelne Elemente zerfallen kann, die durch Plasmamassen getrennt sind und sich später wieder sammeln.

Auf das unzweideutigste zeigt ferner VAN BENEDEN [3]) die Abstammung der Richtungsspindel vom Keimbläschen durch Untersuchung der Nematodeneier. „Die chromatische Substanz des Keimbläschens" sagt er, „welche direct vom Keimfleck abstammt, geht über in die Chromatinkörperchen der Richtungsspindel (der sogenannten figure ypsiliforme)."

Nachdem ich in der soeben gegebenen historischen Darstellung zugleich schon meine Ansichten kurz skizzirt habe, will ich zum Schluss das Ergebniss noch kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen.

Die mütterliche und die väterliche Organisation wird beim Zeugungsact auf das Kind durch Substanzen übertragen, welche selbst organisirt sind, das heisst, welche eine sehr complicirte Molecularstructur im Sinne NÄGELI's besitzen. In der Entwicklung einer Organismenkette finden keine Urzeugungen statt, nirgends wird sie durch desorganisirte Zustände unterbrochen, aus welchen wie durch einen

---

[1]) FOL, Recherches sur la fécondation etc. pag. 252.

[2]) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute 1882, pag. 250—52.

[3]) ED. V. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

[illegible] Während der Entwicklung und Reifung der Geschlechtsprodukte [illegible] der Copulation derselben erfahren die männlichen und weiblichen Kernsubstanzen, wie eingehende Beobachtung lehrt, niemals eine Auflösung, sondern nur Umbildungen in ihrer Form, indem Eikern und Spermakern, der eine vom Keimbläschen, der andere vom Kern der Samenmutterzelle abstammen.

Zu Gunsten dieser Befruchtungs- und Vererbungstheorie lassen sich noch zwei weitere Argumente anführen, erstens die Rolle, welche die Kerne bei der Entstehung von Mehrfachbildungen zu spielen scheinen, und zweitens die sogenannte Isotropie des Eies.

a. Bedeutung der Polyspermie für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Während normaler Weise die Befruchtung nur durch ein einziges Spermatozoon erfolgt, können unter besonderen Verhältnissen ihrer mehrere in das Ei eindringen und sich, wie ich [1]) und Fol [2])

[1]) Oscar Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morphol. Jahrbuch Bd. I 1875 pag. 383 und 384. Desgl. Morphol. Jahrbuch Bd. IV 1878, pag. 170–172.

[2]) Fol, Recherches sur la fécondation etc. p. 197—203, p. 260 und vorläufige Mittheil. desselben.

gefunden haben, zu ebenso vielen Spermakernen mit Strahlenfiguren entwickeln. Wir wollen derartige anormale Vorgänge mit einem kurzen Ausdruck als Mehrbefruchtung oder Polyspermie bezeichnen. Dieselbe tritt nach unseren Erfahrungen nur dann ein, wenn die Eier durch äussere Schädlichkeiten mehr oder minder in ihrer Lebensenergie eine Einbusse erfahren haben. Sie wird dann weiter auch die Ursache modificirter und anomaler Entwicklungsvorgänge, in welche wir freilich bis jetzt nur theilweise einen Einblick gewonnen haben. Am genauesten hat sie Fol verfolgt und sich hierbei das Verdienst erworben, eine wichtige und interessante Hypothese über die Entstehung der Doppel- und Mehrfachmissbildungen aufgestellt zu haben. Er hat es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, dass diese Missbildungen durch eine anomale Befruchtung durch zwei, drei oder mehr Spermatozoen veranlasst werden.

Für unseren vorliegenden Zweck wird es genügen, wenn wir den Entwicklungsprocess, wie er sich beim Eindringen zweier Samenfäden gestaltet, näher verfolgen.

In diesem Falle entstehen nach der Befruchtung in der Rinde des Dotters zwei Spermakerne. Dieselben setzen sich, je von einer Strahlung umgeben, nach dem Eikern zu in Bewegung, legen sich ihm an und theilen sich in seine Substanz. Anstatt einer einfachen Spindel entwickeln sich jetzt zwei Spindeln, anstatt einer Doppelstrahlung eine Vierstrahlung. Zur Zeit, wo normale Eier sich in zwei Zellen theilen, zerfallen die doppel befruchteten sogleich in vier Stücke, zur Zeit der Viertheilung sind sie schon acht getheilt und so weiter.

Von der Richtigkeit dieser Angaben, welche wir Fol verdanken, habe ich mich durch nachträgliche Untersuchung derselben Objecte überzeugen können.

Das weitere Schicksal der durch zwei Samenfäden befruchteten Eier hat Fol nicht direct weiter verfolgen können, aber er hat wenigstens gesehen, dass in Zuchten mit zahlreichen, pathologisch veränderten Eiern sich einzelne Blastulae gebildet hatten mit vergrösserter Furchungshöhle und viel zahlreicheren Zellen als gewöhnlich, und dass dann Larven entstanden, welche anstatt einer, zwei, drei und mehrere Gastrulaeinstülpungen darboten.

Gesetzt nun, die Zwei- und Mehrfachbildungen entstehen, so wie ich glaube, durch das Eindringen einer entsprechenden Anzahl von Samenfäden, so wäre dies ein wichtiger Beweis dafür, dass die Kernsubstanz vorzugsweise die Organisation bestimmt

und wenn ich so sagen darf, den Kräfteplan für die weitere Entwicklung in sich birgt.

In dem oben gewählten Beispiel würde der Anstoss zur Entstehung der Doppelmissbildung speciell von den zwei Spermakernen ausgehen, welche sich in die Substanz des Eikerns theilen, so dass jetzt anstatt eines normalen Keimkerns zwei Keimcentra vorhanden sind; diese umgeben sich mit Dotter und repräsentiren die Anlagen zweier Individualitäten in einer gemeinsamen Eihülle.

Zugleich würden diese Verhältnisse darauf hinweisen, dass dem Protoplasma des Eies nicht, wie manche Forscher wollen, eine feste Organisation in der Weise gegeben ist, dass aus einem bestimmten Theil ein bestimmtes Organ des zukünftigen Thieres hervorgeht. Vielmehr würde die schon oben angeführte Anschauung NÄGELI's gestützt werden, wonach dem Protoplasma im Gegensatz zur Kernsubstanz eine grössere Gleichartigkeit seiner Micellargruppen und somit auch ein niedrigerer Grad der Organisation zukommt. Indessen berühre ich hier Verhältnisse, auf welche ich genauer im folgenden Abschnitt zurückkommen werde.

b. Bedeutung der Isotropie des Eies für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Einen weiteren Hinweis darauf, dass die Kernsubstanz die Eigenschaften der Erzeuger übertrage und insofern auf die Organisation bestimmend einwirke, finde ich in der von PFLÜGER entdeckten Thatsache der Isotropie des Eies.

Darunter versteht PFLÜGER [1]) die Erscheinung, dass die Dottertheilchen im Ei nicht von Anfang an in der Weise gesetzmässig angeordnet sind, dass auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückzuführen seien. Er schliesst dies aus seinen Versuchen mit Eiern, die sich in Zwangslagen befinden.

Wenn man nämlich Froscheier mit ihrer primären die beiden Pole verbindenden Axe horizontal legt, so fällt die erste Meridianebene zwar stets mit der lothrechten zusammen, sie kann aber

---

[1]) E. PFLÜGER, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXI. 1883. pag. 313.

Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Abhandl. II. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII. 1883. pag. 56—69.

mit der Eiaxe jeden beliebigen Winkel machen. Zum Beispiel sah PFLÜGER öfters, dass die erste Furchungsebene das Ei in eine schwarze und eine weisse Hemisphäre theilte.

Hierdurch werden nun aber auch die weiteren Entwicklungsvorgänge beeinflusst, da die Medianebene des Embryo auch bei Eiern, deren primärer Axe man jede willkürlich gewählte Richtung gegeben hat, stets mit dem vertical stehenden primären Furchungsmeridian zusammenfällt. Die Organe können sich daher an verschiedenen Punkten der Dotteroberfläche anlegen. So hat PFLÜGER durch seine Experimente vom Urmund der Gastrula bewiesen, dass er ihn auf der weissen Hemisphäre entstehen lassen kann, wo er will, je nachdem er das Ei vor der Befruchtung gegen die Richtung der Schwerkraft lagert. Diese Angaben haben durch BORN eine Bestätigung gefunden.

Auf Grund derartiger Beobachtungen theilt PFLÜGER „der Eisubstanz eine meridiale Polarisation zu." Er stellt sich „auf jeder Meridianhälfte eines Eies in der Richtung dieser Linie polarisirte" für alle Hälften gleichwertige Molecülreihen vor. „Die Schwere allein" schreibt er „bestimmt vermöge der Richtung der Eiaxe, welche dieser Molecülreihen die herrschende wird. Es ist diejenige, welcher allein im Ei die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem verticalen primären Meridian zu liegen". „Diese allein wirkt organisirend und verbraucht allmählich alles Nährmaterial für ihre Wachsthumstendenz."

Die Vorstellung, welche PFLÜGER aus der Isotropie des Eies gewinnt, gebe ich in extenso mit seinen eigenen Worten wieder. „Es dünkt mir sehr wahrscheinlich, dass das eigentliche Nährmaterial und das Wasser fast das ganze Gewicht des Eies ausmachen, während die Summe aller jener in meridialer Richtung polarisirten Molecüle, welche den eigentlichen Keimstoff darstellen, ein Gewicht hat, das von einerlei Ordnung ist mit dem Gewicht der festen Theile zweier Spermatozoen." „Ich würde mir also denken, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist. Gewisse durch die Schwerkraft bevorzugte Molecülreihen ziehen vermöge der Zahl und des Ortes der ihnen zukommenden Affinitäten oder Anziehungskräfte die ihnen benachbarten

[illegible]

An die Kerntheilung aber sind die Kräfte gebunden, durch welche die Organisation des Thieres bestimmt wird. Ob sich bei der Theilung die Kerne mit diesem oder jenem Theil der Dottersubstanz umgeben, ist nach den von PFLÜGER entdeckten Thatsachen der Isotropie nicht von Bedeutung. Es erscheint gleichgültig, ob bei der ersten Theilung der eine Kern sich mit der sogenannten animalen, der andere mit der vegetativen Dottersubstanz umhüllt oder ob beide Kerne sich in vegetative und animale Dottersubstanz in dieser oder jener Weise theilen. Jedesmal entsteht ein gleichgestalteter Embryo. Mit anderen Worten: Der Dotter ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsste.

Mit diesem Ergebniss treten wir in Gegensatz zu einer An-

schauung, die in den letzten 20 Jahren sich bei den embryologischen Forschern immer mehr festzusetzen begonnen hat.

Wir finden dieselbe am besten ausgesprochen durch His in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher [1]). Derselbe stellt in seinem zweiten Brief das Princip der organbildenden Keimbezirke auf. Er räth uns, den Säugethierkörper durch eine complicirte Reihe von Vorgängen auf seine elementare Form zurückzuführen, dadurch dass wir in Gedanken die einzelnen Organe ventralwärts aufschlitzen und flach ausbreiten. Wir würden als Endergebniss zwei Platten erhalten, welche längs einer als Axe zu bezeichnenden Linie zusammenhängen würden. Habe man die Flachlegung des Körpers der Art vorgenommen, fährt His fort, so sei es klar, „dass einestheils jeder Punkt im Embryonalbezirk der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organtheil entsprechen müsse, und dass anderntheils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage habe. Wenn wir die Anlage eines Theiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präcisiren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert, und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort räumlich zu bestimmen, ja wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das Princip der organbildenden Keimbezirke“.

Wie sehr derartige Anschauungen schon in Fleisch und Blut übergegangen sind, zeigt uns nichts klarer als die Stellung, welche Born [2]) der von Pflüger entdeckten Isotropie des Eies gegenüber einnimmt.

„Das Wunderbare ist“, schreibt er in seiner letzten Mittheilung

---

[1]) His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, 1874. pag. 18—19.

[2]) G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 8. 1884. Separatabdr. pag. 12.

über den Einfluss der Schwere auf das Froschei, „dass trotz der erheblichen Störungen in der Vertheilung des Eimaterials, die durch die Verlagerung der Eier herbeigeführt wird, sich doch schliesslich normale Quabben, die sich in nichts von den gewöhnlichen unterscheiden, entwickeln. Auch die Willkür, mit der man nach der PFLÜGER'schen Regel die Richtung der Medianebene ändern kann, macht das Problem der Entwicklung durchaus nicht leichter verständlich, denn die Sicherheit in der Vererbung nicht bloss der grossen Familiencharactere sondern der kleinsten Eigenthümlichkeiten der Art, ja des Individuum, hat immer dazu geführt, eine möglichst frühzeitige, specielle, örtlich feste Austheilung des Eimaterials je nach seinen zukünftigen Bestimmungen anzunehmen. — Die oben angeführten Erfahrungen erscheinen einer solchen Annahme nicht günstig; es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, zu zeigen, wie man trotzdem dem Grundproblem der Entwicklung näher kommen kann."

Wenn die Lehre, wie sie von HIS in obigen Sätzen entwickelt wird, sich allgemeinere Geltung verschaffte, so würden wir uns ohne Zweifel um einen grossen Schritt wieder der alten Evolutionstheorie genähert haben.

Einzelne Forscher stellen sich sogar ganz auf den Boden derselben, so Löwe[1]) in seinem Werk: „Zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen". In demselben zieht er gegen die Epigenese zu Felde als ein entschiedener Anhänger der Evolutionstheorie. „Das Centralnervensystem", heisst es an einer Stelle, „beweist auf das Glänzendste die Richtigkeit der Evolutionstheorie allen anderen Entwicklungstheorien gegenüber". Denn „das Gehirn und das gesammte Nervensystem", von 3 mm langen Kaninchenembryonen, „ist in nuce nur ein, allerdings auf die einfachste Form reducirter, aber doch vollständiger Abklatsch des erwachsenen Zustandes". „Es muss das Gehirn irgend einer Chimära oder eines Petromyzon in nuce sämmtliche wichtigeren Theile des Menschenhirns in sich bergen".

Derartige Auffassungen nun sind endgültig widerlegt durch die Isotropie des Eies, durch die Thatsache, dass man durch künstliche Eingriffe an den verschiedensten Stellen der Dotteroberfläche ein Organ zur Entwicklung bringen und mit Willkür

---

[1]) L. LÖWE, Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen. Berlin 1880.

die Richtung der Medianebene des zukünftigen Embryo ändern kann. Auch spricht dagegen die Ueberlegung, dass sich die Organisation des Dotters während der Entwicklung mit jedem Augenblick verändert.

Im unbefruchteten Hühnerei sind die von His sogenannten organbildenden Bezirke der Keimscheibe kernlos und insofern sind sie etwas ganz anderes und gar nicht zu vergleichen mit den kernhaltigen Zellen, die nach dem Furchungsprocess an ihrer Stelle sich vorfinden. Im Vergleich zur Keimscheibe des unbefruchteten Eies hat die später vorhandene Zellenscheibe sehr bedeutende chemische Substanzveränderungen und Substanzumlagerungen durch den Kernbildungsprocess und die Vertheilung der Kerne erfahren. Das hat man früher viel zu sehr unberücksichtigt gelassen aus dem einfachen Grunde, weil man für Alles und Jedes nur das Protoplasma verantwortlich machte, sich aber um den Zellenkern dabei nicht kümmerte.

Drittes Kapitel.

Ueber das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen.

Unter dem Einfluss der Protoplasmatheorie von Max Schultze hatte man sich Jahrzehnte lang daran gewöhnt, als die eigentliche Lebenssubstanz das Protoplasma zu betrachten, da man an diesem allein eine Reihe der wichtigsten Lebensvorgänge beobachtet hatte. Dem Kern dagegen hatte man eine nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt und sich mit der morphologischen Definition desselben als eines Bläschens begnügt, von welchem man nicht anzugeben wusste, wozu es in der Zelle überhaupt da sei. Dieser Zustand änderte sich, als man die Rolle der Kerne bei der Befruchtung und die complicirten Erscheinungen bei der Theilung kennen lernte; man verschloss sich daher jetzt weniger als früher der Meinung, dass dem Kern eine wichtige Aufgabe im Zellenleben zufallen müsse. Welche Art dieselbe sei, habe ich in den vorhergehenden zwei Capiteln durch Begründung einer Befruchtungs- und Vererbungstheorie im Einzelnen festzustellen versucht.

Zur besseren Abrundung unseres Themas wird es jetzt noch

nöthig sein, das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen, kurz zu berühren.

Das Protoplasma vermittelt den Verkehr mit der Aussenwelt, indem sich in ihm die Ernährungsprocesse abspielen und es zur Gewebebildung in Beziehung steht; der Kern dagegen erscheint als das Organ der Fortpflanzung und Vererbung; das Nuclein ist eine Substanz, welche die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder überträgt und während der Entwicklung selbst von Zelle auf Zelle übertragen wird.

Gemäss ihrer verschiedenen Aufgabe werden wir beiden Substanzen, wie dies Nägeli für sein Idioplasma und Ernährungsplasma durchzuführen versucht hat, einen verschiedenen Grad innerer Organisation zuschreiben müssen. Wenn wir uns hierbei auf den Boden der Nägeli'schen Micellarhypothese stellen, können wir annehmen, dass sich die Micellen im Protoplasma in einem lockereren, in der Kernsubstanz in einem festeren Verbande befinden, dass ersteres weniger, letztere mehr organisirt ist. Folgende Thatsachen lassen sich zu Gunsten dieser Annahme verwerthen.

Auf einen lockeren Micellarverband können wir aus der Erscheinung der Protoplasmaströmung schliessen, bei welcher ja nothwendiger Weise die kleinsten Theilchen oder Micellen sich in den verschiedensten Richtungen und scheinbar regellos aneinander vorbei schieben müssen. Auf eine stabilere Anordnung der Micellen in der Kernsubstanz dagegen scheinen uns die Bewegungserscheinungen hinzuweisen, welche bei der Kerntheilung sowohl im Thierreich als im Pflanzenreich in ausserordentlich gesetzmässiger Weise immer wiederkehren: die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen aneinander gereihten Microsomen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbirung der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Vertheilung auf die Tochterkerne.

Wir schliessen uns hier einer von Roux[1]) aufgestellten Hypothese an, dass die Kerntheilung eine so complicirte ist, weil die Substanz sehr verschiedenartige Qualitäten in sich vereinigt. Nach ihm sind „die Kerntheilungsfiguren Mechanismen, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloss seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen". „Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die Theilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck,

---

[1]) W. Roux, Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. 1883.

von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen". Aus dem Umstand, dass für die Kerntheilung so complicirte Einrichtungen zur qualitativen Theilung getroffen sind, welche für den Zellenleib fehlen, schliesst Roux wohl mit Recht rückwärts, „dass der Zellenleib in viel höherem Maasse durch Wiederholung gleich beschaffener Theile gebildet wird als der Kern", und er folgert daraus, „dass für die Entwickelung des Embryo, sowie vielleicht auch für das Regenerationsvermögen der niederen Thiere der Kern wichtiger ist als der Zellenleib, eine Folgerung, welche in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ergebnissen über den Vorgang der Befruchtung steht".

Auch Strasburger[1]) findet, dass „die Roux'sche Hypothese auf den ersten Blick viel Wahrscheinlichkeit habe. Denn sicher sei es auffällig, dass sich der Zellenleib in so einfacher Weise halbire, während der Kern so complicirte Theilungsvorgänge durchmache. Es liege somit nahe, in den Zellenkern zahlreiche zu halbirende Qualitäten zu verlegen und ihn zum Träger der specifischen Eigenschaften des Organismus zu machen".

Bei der Annahme einer festeren Organisation der Kernsubstanzen erscheinen die embryonalen Processe, welche sich zunächst an die Befruchtung anschliessen, in einem ganz neuen Licht. Als das wesentlichste und wichtigste bei denselben betrachte ich die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz.

Während dieselbe in der eben befruchteten Eizelle im Keimkern nur in ausserordentlich geringer Quantität vorhanden ist, hat sie oft schon nach wenigen Stunden eine Zunahme um das hundertfache und mehr erfahren. Am auffälligsten ist dies in solchen Fällen, wo, wie bei vielen Eiern der Arthropoden, die Zelltheilung Anfangs unterbleibt und die Kernvermehrung das einzige ist, was am Beginn der Embryonalentwicklung überhaupt stattfindet.

Die Zunahme der Kernsubstanz kann nur auf Kosten des Protoplasma geschehen, da die Eizelle als ein in sich abgeschlossener Organismus von Aussen nur Wärme, Licht und Sauerstoff

---

[1]) Ed. Strasburger, Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884 pag. 57.

bezieht. Die Zunahme erfolgt, wenn wir die Hypothese vom Bau der Zellsubstanzen weiter ausführen, wahrscheinlich so, dass die in loserem Zusammenhang befindlichen Micellgruppen des Protoplasma, indem sie vielleicht auch chemische Umänderungen erleiden, in die festere Micellarstructur des Kerns vor und während seiner Theilung eingefügt werden.

Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie viel Ei-material während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungetheilte Eizelle mit der aus der Eihaut ausschlüpfenden Larve eines Echinoderms. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen Tausendsten Theil des Eies und bei sehr dotterreichen Eiern sogar nur einen geringen Bruchtheil eines Millionstel Theils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasma so zugenommen, dass sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesammtmasse der Larve ausmacht.

Im Vergleich zu dieser mit complicirten Kernstructuren einhergehenden Vermehrung der Kernsubstanz erscheint die embryonale Zerlegung des Dotters in Theilstücke als ein ungleich gröberer und minder bedeutungsvoller Process.

Ich benutze hier die Gelegenheit, um eine Meinung zu beleuchten und zu widerlegen, welche kürzlich von Brass[1]) in seinen biologischen Studien leichthin aufgestellt worden ist. Brass bezeichnet die färbbare Substanz des Kerns oder das Chromatin als secundär in die Zelle eingelagertes, für das Leben derselben unter Umständen nicht absolut nothwendiges Nahrungsmaterial; er nennt es einen Stoff, der dazu diene, von dem Zellorganismus unter allen Umständen verbraucht zu werden, der geradezu ein Reservestoff sei zur Unterstützung der Funktionen des Kernes während einer Zeit, wo dieser nicht in der Lage ist, selbst von aussen neues Nahrungsmaterial aufzunehmen. Das Chromatin verhalte sich zur Zelle ähnlich, wie sich der Darminhalt und der Chylus bei einem Wirbelthiere zum Organismus des letztern verhalte; es diene zum Lebensunterhalt, sei aber kein lebender activer Theil! Das farblose Plasma übe alle Functionen der Zelle aus".

Ich frage, wie verträgt sich diese neue auftauchende Meinung

---

[1]) A. Brass, Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1884. Heft II pag. 137 etc.

Derselbe, Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle. Zoologischer Anzeiger 1883 pag. 681.

mit der eben besprochenen Thatsache, dass das ursprünglich nur in Spuren vorhandene Chromatin während der Embryonalentwicklung, wo keine Nahrung von aussen aufgenommen wird, so ausserordentlich zunimmt, mit der Thatsache, dass bei der Befruchtung sich zwei Chromatinsubstanzen vereinigen?

Aber für Brass ist seine Meinung schon mehr als eine wissenschaftliche Hypothese, selbst mehr als eine Theorie, es handelt sich für ihn schon um eine Thatsache, welche einem Jeden, der sehen will, „das Mikroskop täglich und stündlich lehrt."

Ich kann an dieser Stelle nicht ausführlich die Beobachtungen erörtern, welche Brass als Argumente anführt, nur einer Beobachtung will ich erwähnen, um an ihr zu zeigen, wie Brass bei der Beurtheilung mikroskopischer Bilder verfährt.

Derselbe beschreibt, dass an den grossen Keimbläschen von Eizellen an bestimmten Stellen derselben oder über die gesammte Oberfläche eigenthümliche Fortsätze zerstreut liegen, welche sich auf Schnitten von conservirtem Material als vielgestaltige kurze Pseudopodien darstellen, welche aber an lebenden Kernen in fortwährend wechselnden Gestalten auftreten; „diese Pseudopodien haben nun den Zweck, aus dem umliegenden Nährplasma entweder auf osmotischem Wege chromatische Substanz aufzunehmen oder direct auf mechanischem Wege solch' vorgebildete zu umfliessen."

Nach meinen Erfahrungen sind unveränderte Keimbläschen fast stets mit glatter Kugeloberfläche versehen. Die von Brass beschriebenen Pseudopodien sind Auszackungen und Faltungen, die durch Schrumpfung in Folge der Einwirkung erhärtender Reagentien hervorgerufen und einem Jeden, der Schnitte durch erhärtete Eizellen angefertigt hat, bekannt sind.

Es wäre doch zu wünschen, dass Theorieen, „welche", wie Fraisse[1]) sich ausdrückt, „so ziemlich alle unsere bisherigen Anschauungen über die Zelle, das Protoplasma etc. in's Schwanken bringen," auf etwas besseren Beobachtungen beruhten, zumal wo ihr Urheber vorgiebt, auch in der Untersuchungsmethodik reformirend aufzutreten.

Wir kehren nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück! —

---

[1]) Fraisse, Brass und die Epithelregeneration. Zoologischer Anzeiger 1883. pag. 683.

Die Substanzen von lockerer und festerer micellarer Organisation müssen in der lebenden Zelle, da dieselbe ein Elementarorganismus ist, selbstverständlicher Weise in eine Wechselwirkung zu einander treten. Dieselbe offenbart sich uns am meisten in den Vorgängen der Befruchtung, der Strahlenbildung, der Kern- und der Zelltheilung, während zu anderen Zeiten der Kern scheinbar als passiver Theil im Protoplasma zu ruhen scheint. Bei der näheren Feststellung der Wechselwirkung aber, welche zwischen Protoplasma und Kern stattfindet, gehen die Ansichten der Forscher wieder weit auseinander.

Einige Forscher, an den Anschauungen der Max Schultze'schen Protoplasmatheorie festhaltend, wollen für alle Lebensvorgänge und namentlich für alle Bewegungserscheinungen in der Zelle nur das Protoplasma verantwortlich machen. So sollen bei der Befruchtung Ei- und Spermakern durch Bewegungserscheinungen des Protoplasma bis zur gegenseitigen Berührung auf einander zugeschoben werden. So soll auch für die Kerntheilung das Protoplasma ebenso wie für die Zelltheilung das Maassgebende und Leitende sein. In ihm sollen die Attractionscentren bei der Theilung auftreten und nicht an den Enden des gestreckten Kerns. Andere Forscher dagegen sehen neben dem Protoplasma auch in den Kernsubstanzen active Theile, welche sich namentlich bei der Befruchtung und Theilung bethätigen und hierbei sogar auf das Protoplasma einen bestimmenden Einfluss gewinnen.

Wenn wir auf die Deutung der Einzelerscheinungen näher eingehen, so scheinen mir die Befruchtungsvorgänge am wenigsten Schwierigkeiten zu bereiten. Es ist hier die Frage zu entscheiden, ob Spermakern und Eikern gleichsam als passive Theile nur vermöge zweckmässiger Bewegungen des Protoplasma bis zur Vereinigung auf einander zugeschoben werden, oder ob sie sich aufsuchen vermöge fernwirkender Kräfte, die in ihrer eigenen Substanz ruhen und sich in einer wechselseitigen Anziehung äussern.

Im ersteren Falle ist die Zweckmässigkeit der Protoplasmabewegungen, welche die Kerne in gerader Richtung zusammenführen, an sich schwer zu verstehen. Auch lassen sich wohl folgende Beobachtungen dagegen geltend machen.

Bei Eiern, die vor der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, bleibt der Spermakern in der Oberfläche des Dotters bewegungslos liegen, bis zu dem Moment, in welchem der Eikern entstanden ist. Da nun das Protoplasma das nämliche geblieben ist, so erscheint es unbegreiflich, warum es nicht von Anfang an

den Spermakern fortbewegt hat. Lassen wir dagegen vom Kern ausgehende Kräfte auf einander einwirken, so ist es selbstverständlich, dass der Spermakern so lange nicht in Action treten kann, als sich nicht der ihm entsprechende Eikern entwickelt hat. Die anfängliche Ruhe und das darauf folgende Inkrafttreten des Spermakerns erklärt sich daraus, dass in Folge der bei der Eireife stattfindenden Veränderungen der weibliche Kern überhaupt erst befruchtungsfähig geworden ist.

Ferner bereiten die Verhältnisse der Polyspermie Schwierigkeiten, wenn wir den Anstoss zur Bewegung in das Protoplasma verlegen. Denn warum werden dann durch dasselbe nicht die mehrfach eingedrungenen Spermakerne auch unter einander zusammengeführt? Nehmen wir dagegen einen geschlechtlichen Gegensatz zwischen den Kernen an, dann ist es nicht mehr auffällig, warum die Spermakerne sich gegenseitig meiden, dagegen den Eikern aufsuchen.

Einen Beweis dafür, dass der Kern als die höher organisirte Substanz ein eigenes Kraftcentrum in der Zelle darstellt, sehe ich auch in dem Auftreten der Protoplasmastrahlung. Wenn wir wahrnehmen, dass Protoplasmatheilchen sich um einen gegebenen Mittelpunkt in radiären Bahnen anordnen, dass die radiäre Anordnung zuerst nur in nächster Nähe des festen Mittelpunktes beginnt und von da sich auf immer grössere Entfernung ausdehnt, indem an die bereits radiär gerichteten Plasmatheilchen sich immer neue in radiärer Richtung ansetzen, so werden wir nach einer im Centrum der Strahlung gelegenen Substanz suchen, welche als Attractionscentrum wirkt und die Strahlenerscheinung verursacht. Protoplasma kann dieselbe nicht sein, da doch die anziehende von der angezogenen Substanz verschieden sein muss. Man müsste also annehmen, dass im Protoplasma, abgesehen vom Kern, noch eine besondere Substanz vorhanden sei, welche unter bestimmten Bedingungen als Attractionscentrum wirke. Diese Annahme würde indessen vollständig in der Luft schweben. Viel näher liegt es, die Ursache für die Strahlenbildung in der Spermasubstanz zu suchen, da unmittelbar nach geschehener Befruchtung sich um den Samenfadenkopf eine Strahlung bildet und sich mit ihm nach dem Eikern zu bewegt.

Man hat zwar dagegen eingewandt, dass die färbbare Spermasubstanz, wie Flemming am genauesten beschrieben hat[1]), nicht

[1]) Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX.

genau das Centrum der Strahlung einnehme, sondern etwas ausserhalb derselben an der dem Eikern abgewandten Seite liege, dass die Strahlung daher dem Spermakern vorauswandere und ihn gleichsam als passiven Theil nach sich ziehe.

An der Richtigkeit der Beobachtungen, von welchen ich mich selbst überzeugt habe, ist nicht zu zweifeln. Doch scheint mir der Sachverhalt, soweit ihn mein Bruder und ich neuerdings haben feststellen können, ein noch complicirterer zu sein.

Der Kopf der Samenfäden setzt sich nämlich aus 2 verschiedenen Substanzen zusammen, welche ich als Nuclein und Paranuclein unterscheide. Ersteres bildet bei den Seeigeln die Spitze des Kopfes, letzteres den von SELENKA [1]) sogenannten Hals. Das eine tingirt sich in Farbstoffen stark, das letztere nicht. Sowohl FLEMMING [2]), als auch mein Bruder und ich haben nun öfters beobachtet, dass der Kopf des Samenfadens bald nach seinem Eindringen in den Dotter eine Drehung erfährt, so dass das sogenannte Halsende dem Centrum des Eies zugekehrt wird. An diesem bildet sich die Strahlung, während die aus Nuclein bestehende Spitze excentrisch zu ihr liegt. Ich habe wiederholt den Eindruck gewonnen, wenn es mir auch nicht geglückt ist, klare Bilder zu erhalten, als ob das Paranuclein als feines Stäbchen bis in das Centrum der Strahlung hineinreiche. Wenn dies richtig ist, dann würde das Paranuclein, welches sich wegen seiner geringen Menge und da es nicht tingirbar ist, im Dotter der Beobachtung leicht entzieht, das Attractionscentrum sein.

Ausser der Spermastrahlung gibt es noch andere Strahlenbildungen, welche bei der Kerntheilung entstehen und nach meiner, auch schon früher geäusserten Meinung ebenfalls durch Kräfte, die vom Kern ausgehen, hervorgerufen werden. Die Strahlungen bilden sich an den zwei Polen der Kernspindel oder der achromatischen Figur FLEMMING's. Sie können daher nicht zur färb-

---

[1]) E. SELENKA, Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.

[2]) FLEMMING bemerkt hierüber: „Auffallend ist es, dass der Kopf keineswegs immer mit seiner Spitze, d. i. dem Vorderende, nach dem Centrum des Eies gekehrt liegen bleibt, häufig liegt er schräg, und oft sogar umgedreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht, wie ein solcher Fall gerade in Fig. 1 Taf. I gezeichnet wurde“ (W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. Archiv für mikroskop. Anat. Band XX pag. 17).

baren Kernsubstanz (Chromatin oder Nuclein), welche ausserhalb ihres Bereiches liegt, in ursächlicher Beziehung stehen. Dagegen findet sich an den Enden der Spindel eine geringe Quantität wenig tingirbarer, aber vom Protoplasma unterscheidbarer Substanz angehäuft (die Polarsubstanz oder das Polkörperchen). Diese besteht meinen Beobachtungen nach aus Paranuclein, über welches ich an anderer Stelle ausführlicher zu handeln denke.

Es würden also, wenn unsere Anschauung richtig ist, die bei der Befruchtung und Zelltheilung auftretenden Strahlungen des Protoplasma eine gemeinsame Ursache in der Anwesenheit ein und derselben Substanz haben.

Wenn ich die Kräfte, welche die Kern- und Zelltheilung beherrschen, in den Kern selbst verlege, will ich hierbei eine Mitwirkung des Protoplasma durchaus nicht ausgeschlossen haben, im Gegentheil glaube ich, dass ein sehr complicirtes Wechselverhältniss vorliegt. Um die Vorstellung, welche ich mir hierüber gebildet habe, klar zu machen, finde ich sehr geeignet, den Vergleich des sich theilenden Kerns mit einem Magneten, der in Eisenfeilspähne getaucht ist. Ich würde auf diesen schon öfters gebrauchten Vergleich hier nicht zurückkommen, wenn ich nicht glaubte, ihm eine neue Seite abgewinnen zu können.

Wie der Magnet aus regelmässig angeordneten Theilchen zusammengesetzt ist, unter deren Einfluss auch die gewöhnlichen Eisenfeilspähne polarisirt werden, ebenso zeigt unserer Hypothese nach der Kern einen festeren Micellarverband, welcher bei der Zelltheilung eine umlagernde Wirkung auf die nur locker gruppirten Micellen des Protoplasma ausübt. Wie der Magnet in seiner Stellung durch benachbarte Eisenmengen beeinflusst wird, indem er durch solche aus seiner Richtung bekanntlich abgelenkt werden kann, so wird auch die Lage des sich theilenden Kerns, wie ich in einem früheren Heft dieser Studien [1]) glaube bewiesen zu haben, durch die Massenvertheilung des Protoplasma bestimmt, indem seine beiden Attractionscentren stets in die Richtung der grössten Massenansammlung des Protoplasma zu liegen kommen.

Ich brauche wohl nicht hinzu zu fügen, dass, wenn ich mich des angeführten Vergleichs bediene, ich nicht damit gesagt haben

---

[1]) Oscar Hertwig, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena, Gustav Fischer. 1884.

will, dass wir es in beiden Fällen mit den gleichen physikalischen Kräften zu thun haben müssen. Aber ich glaube, dass der Vergleich am besten zur Veranschaulichung dessen beiträgt, wie ich mir das Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma vorstelle. Mögen uns weitere Untersuchungen darüber in Zukunft noch sichereren Aufschluss bringen.

Jena, Anfang October 1884.

Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden.

Von

Willy Kükenthal,

Dr. phil.

Hierzu Tafel X und XI.

Vorliegende Arbeit entstand bei Gelegenheit der Untersuchung eines Tubificiden. Die merkwürdigen Erscheinungen, welche der Inhalt der Leibesflüssigkeit zeigte, erregten mein Interesse in hohem Grade, und bestimmten mich zu einer eingehenderen Untersuchung, zumal die einschlägige Literatur nur wenige, meist nicht sehr eingehende Beobachtungen aufweist. Für die anregenden Rathschläge, welche mir von Herrn Professor HAECKEL und Herrn Dr. JICKELI, unter deren Leitung diese Arbeit ausgeführt wurde, zu Theil wurden, bin ich genannten Herren zu grossem Danke verpflichtet, Herrn Dr. JICKELI besonders noch für die freundliche Hilfe, mit der er mich bei dem technischen Theil meiner Untersuchung unterstützte. Da nur eine Wurmspecies als Material zur Verwendung kam, so kann diese Arbeit noch nicht als eine abgeschlossene angesehen werden. Wenn ich aber trotzdem den Titel so allgemein gegeben habe, so ist dies deshalb geschehen, weil ich durch vergleichend litterarische Studien zu der Ueberzeugung gekommen bin, dass die Verhältnisse bei andern Anneliden im Wesentlichen dieselben sein werden, und weil es meine Absicht ist, in einer späteren, sich an diese anschliessenden Arbeit diese Verhältnisse für die Haupttypen der Anneliden des Näheren festzustellen.

Als Material zur Untersuchung hatte ich, wie schon oben erwähnt, einen Tubifex gewählt, dessen wesentliche Kennzeichen mit

dem von CLAPARÈDE [1]) beschriebenen Tubifex Bonneti Clap. übereinstimmten. Von vorn herein liessen sich zwei Gesichtspunkte aufstellen, nach welchen die Arbeit in Angriff genommen werden konnte, einmal galt es die lymphoiden Zellen an sich zu studiren, dann aber waren die Beziehungen dieser Zellen zum gesammten Wurmkörper aufzusuchen, so dass also die gesammte Untersuchung in diese zwei Theile zerfällt. Die Methoden, deren ich mich dabei bediente, waren folgende. Da es mir zunächst darauf ankam, den Inhalt der Leibesflüssigkeit näher zu studiren, ohne auf die Beziehungen desselben zu andern Organsystemen zu achten, so zerschnitt ich den Wurm in mehrere Theile und liess die schwachgelbliche Flüssigkeit auf den Objectträger tropfen. Bei Beobachtung der Lebenserscheinungen wurde diese Flüssigkeit entweder direct unter das Microscop gebracht, oder aber mit einer sogenannten physiologischen Flüssigkeit, in diesem Falle einhalbprocentiger Chlornatriumlösung, versetzt, und in beiden Fällen bei einer Temperatur von 16—18 Grad R. untersucht. Alle Versuche, eine Färbung der lebenden Zellen herbeizuführen, zu welchem Zwecke ich mich sehr verdünnter Hämatoxylinlösung bediente, scheiterten gänzlich, indem die Zellen sofort abstarben, und es blieb bei Anwendung von Kernfärbemitteln nichts weiter übrig als die lymphoiden Zellen vorher zu tödten. Als bestes Tödtungsmittel, welches von FLEMMING [2]) ebenfalls zu diesen Zwecken verwandt wurde, empfiehlt sich ein Gemisch von Ueberosmiumsäure, Essigsäure und Chromsäure (0,10 Procent Ueberosmiumsäure, 0,10 Procent Essigsäure und 0,25 Procent Chromsäure), welches keine bemerkbaren Structurveränderungen bewirkte. Auch verdünnter Alkohol liess sich mit Vortheil verwenden, da man bei seiner Anwendung das stundenlange Auswaschen der Ueberosmiumsäure mit destilirtem Wasser vermied. Reine einhalbprocentige Ueberosmiumsäure wurde ebenfalls zur Tödtung benutzt, sie färbte aber schon nach kurzer Zeit auf Kosten der Durchsichtigkeit den körnigen Inhalt schwarz. Als Kernfärbungsmittel wandte ich die Mehrzahl der gebräuchlichsten Lösungen an und fand, dass die besten und sichersten Färbungen mit Pikrocarmin und dem Hämatoxylin von BÖHMER erzielt wurden, alle andern, Boraxcarmin, Alauncarmin, Beale'sches Carmin, Methylgrün, Safranin, Fuchsin erwiesen sich

---

[1]) Recherches anatomiques sur les Oligochètes par ED. CLAPARÈDE. 1862. p. 14.

[2]) FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.

zu diesem Zwecke als weniger brauchbar. Die Behandlung der lymphoiden Zellen mit diesen Reagentien geschah auf dem Objectträger unter dem Deckgläschen; ein Wegschwemmen wurde durch ein dazwischen gelegtes Haar vermieden. Die so gefärbten Präparate wurden ausgewaschen und dann entweder sogleich zur Untersuchung benutzt, oder erst in Alkohol gehärtet, dann in Nelkenöl und endlich in Canadabalsam eingeschlossen.

Die Untersuchungen der lymphoiden Zellen in ihren Beziehungen zu dem gesammten Wurmorganismus konnte ich zum grossen Theile am lebenden Thiere selbst anstellen, da dessen glashelle Cuticula, zumal bei jüngeren Thieren, einen ausgezeichneten Ueberblick der verschiedenen Organe gestattet. Nur bei genauerem Eingehen auf histologische Verhältnisse war die Anfertigung von Schnitten nöthig. Die Beobachtung des lebenden Thieres geschah im Wasser bei einem sehr geringen Drucke des Deckgläschens, so dass nur die sonst sehr lebhaften Bewegungen des Wurmes etwas gehemmt wurden, eine Störung der inneren Organisationsverhältnisse aber nicht eintreten konnte. Um Schnitte anzufertigen, wurde der Wurm zunächst mit dem schon erwähnten Gemisch von Ueberosmiumsäure, Chromsäure und Essigsäure oder auch mit einprocentiger Chromsäure getödtet, wobei ein längeres Auswaschen mit destillirtem Wasser nöthig war, und danach gefärbt. Boraxcarmin und Alauncarmin gaben hier die besten Resultate. Zum Härten bediente ich mich verschiedener Alkoholgrade, zur darauf folgenden Einbettung des Paraffins unter Anwendung der Chloroformmethode.

Gehen wir nun zur Untersuchung selbst über. Schon eine schwache Vergrösserung der aus dem zerschnittenen Wurm herausgetropften Flüssigkeit lässt erkennen, dass man es nicht mit einer homogenen Flüssigkeit zu thun hat, sondern dass eine Menge verschiedener fester Elemente darin enthalten sind, von denen ziemlich grosse, rundliche Zellen zuerst ins Auge fallen. Dies sind die lymphoiden Zellen, der Gegenstand unserer Untersuchung. Ausserdem sind in der Flüssigkeit noch kleine, gelblichbraune Körnchen suspendirt und neben diesen auch noch grössere, starklichtbrechende Kugeln, die sich durch ihre leichte Löslichkeit in Aether als aus Fett bestehend erweisen. Bei genauerer Betrachtung der lymphoiden Zellen lassen sich leicht zwei Arten derselben unterscheiden, solche, welche ein mehr oder minder fein granulirtes Protoplasma zeigen, und solche, deren Protoplasma auch noch

helle starklichtbrechende Körnchen enthält. Diese Körnchen sind farblos, einige Zellen enthalten aber neben diesen farblosen Körnchen auch noch grössere, gelblichbraune, von der Art, wie sie isolirt in der Leibesflüssigkeit herumschwimmen, und bei anderen verschwinden die kleinen farblosen Körnchen vollständig, um den gelbbraunen Platz zu machen. Zwischen den gekörnten und den ungekörnten Zellen ist auch noch ein oft nicht unbeträchtlicher Grössenunterschied vorhanden, indem die letzteren kleiner als die ersteren sind. Irgend welche Andeutung einer Membran ist bei beiden Arten nicht zu bemerken.

Wenn man nun die Flüssigkeit einige Zeit unter dem Deckglas hat stehen lassen, und man beobachtet sie dann wieder, so bietet sie einen ganz veränderten Anblick dar. Während die Zellen vorher eine meist runde Form zeigten, haben sie jetzt eine andere Gestalt angenommen; in der Mehrzahl sind sie eiförmig geworden, oder zeigen breite hyaline Fortsätze. Es ist also jetzt die den Leukocyten eigenthümliche Bewegung bei ihnen eingetreten. Diese Bewegung lässt sich ziemlich leicht direct beobachten. Wir sehen an einer solchen Zelle im Allgemeinen einen mehr gekörnten und einen hyalinen Theil, der erstere von dem letzteren umgeben. Der hyaline Theil streckt nun langsam breite lappige Fortsätze aus, welche heranwachsen, bald die Grösse des gekörnten Theiles erreicht haben und diesen allmählig nachziehen, so dass nicht nur eine Formveränderung, sondern auch eine Fortbewegung stattfindet. Mitunter lässt sich auch beobachten, dass das Protoplasma nicht langsam kriechende Lobopodien ausstreckt, sondern geradezu ausfliesst. Man sieht dann zunächst eine blasenförmige Ausstülpung entstehen, und in diese ergiesst sich das übrige hyaline Protoplasma mit grosser Schnelligkeit, so dass in ein paar Secunden eine ansehnliche Plasmakugel entstanden ist. Diese nimmt dann wieder die übrige gekörnte Masse langsam auf. Wir können daher annehmen, dass eine solche lymphoide Zelle aus einer äusseren sehr dünnflüssigen und einer inneren zäheren Schicht besteht, und ferner, dass die active Bewegung vom hyalinen Theile des Protoplasmas ausgeht, der gekörnte dagegen nur passiv nachgezogen wird. Nach einiger Zeit nimmt die Energie dieser Bewegung ab, dieselbe verlangsamt sich und die lymphoiden Zellen sterben ab. Dieselben Erscheinungen wie in der Leibesflüssigkeit zeigen die Zellen in einhalbprocentiger Kochsalzlösung.

Schon mehrmals war es mir aufgefallen, dass mitunter zwei lymphoide Zellen fest miteinander verbunden und nur durch einen Streifen hyalinen Protoplasmas getrennt waren; ich hielt dies anfänglich nur für ein zufälliges Zusammenkleben zweier Zellen; als sich aber die Beobachtungen häuften und mir zeigten, dass sich alle Stadien von einer einfachen Zelle bis zu zwei nur noch lose zusammenhängenden auffinden liessen, konnten diese nur als Theilungszustände aufgefasst werden. Die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt richtend, gelang es mir unschwer, eine ganze Anzahl solcher Theilungen zu verfolgen. Ein grosser Zellenfortsatz nahm einen Theil der Körnchen auf und nun erfolgten zwei diametral entgegengesetzte Bewegungen, wobei sich das verbindende hyaline Protoplasma bis zu Fadendünne auszog. Endlich erfolgte die Trennung, die Fortsätze wurden eingezogen und die lymphoide Zelle hatte sich in zwei getheilt. Es wäre nun von höchstem Interesse gewesen, bei diesen Theilungsvorgängen das Verhalten des Zellkerns, falls einer vorhanden war, zu constatiren. Leider konnte ich aber auf diese Weise, durch directe Beobachtung, nicht zum Ziele kommen, da ein Zellkern meist zu fehlen schien und nur in sehr wenigen Fällen als ein rundliches, feingranulirtes Bläschen gesehen werden konnte. Da auch die Kernfärbungsversuche an lebenden Zellen fehlschlugen, so blieb nur übrig, an Präparaten, welche auf die bereits erwähnte Weise hergestellt wurden, die verschiedenen Stadien aufzusuchen und zu verbinden.

Das Erste, was an diesen Präparaten mit vollster Sicherheit constatirt werden konnte, war das regelmässige Vorhandensein eines Zellkerns, sowohl in den körnchenhaltigen wie in den körnchenfreien lymphoiden Zellen. Dieser Zellkern ist verhältnissmässig gross und meist von rundlicher Form, selten ist sein Rand unregelmässig gezackt. Ein Kernkörperchen konnte fast stets gesehen werden. Was seine sonstige Structur anbetrifft, so liess sich, zumal bei den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, eine dunklere Substanz von einer helleren, weniger gefärbten deutlich unterscheiden. Erstere, das mehr Farbstoff aufnehmende Chromatin, scheint das Achromatin in Fadenform zu durchziehen; man sieht sehr oft die optischen Querschnitte dieser Fäden als dunkle Scheiben, die vielfach dem Rande angelagert sind. Dann und wann lässt sich auch ein längerer Chromatinstreifen verfolgen [1]).

[1]) S. Fig. 4*cd*.

Kommen wir nun auf die Frage nach dem Verhalten des Zellkerns bei der Theilung zurück. Zunächst lässt sich an einer ziemlich grossen Anzahl von Theilungsstadien constatiren, dass einer jeden Zellentheilung eine Theilung des Kerns vorausgeht. Diese Kerntheilung lässt sich in den verschiedensten Stadien beobachten, von denen wir als erstes jene Veränderung des Zellkerns betrachten dürfen, bei der sich an ihm eine blasenförmige Ausstülpung bildet. In diesem Zustand konnte kein Kernkörperchen beobachtet werden, die Kernsubstanz erschien vielmehr als eine durchaus homogene Masse. Hat diese Blase die Grösse des übrigen Kerns erreicht, so entsteht zwischen beiden eine feine Scheidewand. Mit der Bildung dieser Scheidewand treten zugleich auch wieder zwei Kernkörperchen auf. Durch die Abschnürung beider Theile kommt es endlich zur vollständigen Trennung. Nun wandern die beiden Kerne immer mehr auseinander, um sie her concentrirt sich die Zellmasse dergestalt, dass die Körnchen sich um beide Kerne herumlagern, die Mitte aber von hyalinem Protoplasma eingenommen wird. Dies ist die Trennungsstelle. Entweder schnüren sich nun beide Zellen ab oder sie bewegen sich in diametral entgegengesetzter Richtung auseinander, wobei sich das hyaline Protoplasma zu einem Streifen auszieht; endlich reisst dieser und die Theilung ist fertig [1]).

Es geht aus diesen Beobachtungen unzweifelhaft hervor, dass wir es mit einer sogenannten directen Zelltheilung zu thun haben, der eine directe Kerntheilung vorausgeht; niemals war auch nur eine Andeutung von einer Kernfigur, diesem Characteristicum der Karyokinese oder indirecten Zelltheilung zu sehen. Es ist also somit ein neuer Beitrag für das Vorkommen der directen Kerntheilung gegeben, und FLEMMING's Behauptung, dass bei Leukocyten die directe Kerntheilung fast sicher steht, erhält durch diese Beobachtungen einen neuen Beweis.

Ausser dieser einfachen Zweitheilung zeigt sich aber am Kern noch eine Reihe von Erscheinungen, aus welcher hervorgeht, dass auch noch eine Art Viertheilung der Kerne stattfindet und zwar ebenfalls durch Hervorsprossung und Abschnürung. Als erstes Stadium können wir ein Hervortreiben von vier halbkugeligen, nicht immer gleichgrossen Blasen annehmen. Diese schnüren sich allmählig von einander ab; diese Abschnürung erfolgt jedoch merkwürdiger Weise so, dass je zwei der so gebildeten Tochterkerne

---

1) S. Fig. 1 *a*—*g*.

noch mit einander zusammenhängen. Auch hier fehlt während der Knospung vor der Abschnürung jede Andeutung eines Kernkörperchens, auch hier tritt dieses nach der Abschnürung und zwar in der Vierzahl wieder auf, so dass also eine Betheiligung dieses Körpers an den Vorgängen der Kerntheilung sehr wahrscheinlich ist. Ein anderes Stadium zeigt uns, wie die beiden Doppelkerne auseinanderrücken, in einem noch weiteren sehen wir dann dasselbe Bild, wie bei Theilung der Zellen mit einfacher Kerntheilung; die beiden Zellenhälften werden eingeschnürt und ziehen sich auseinander, wobei eine deutliche Streifung des hyalinen Protoplasmastranges, welcher noch beide Zellen verbindet, wahrzunehmen ist. Endlich reissen beide Zellenhälften aus einander und wir haben zwei Tochterzellen mit je zwei Kernen [1]). Es ist höchst wahrscheinlich, dass diese Tochterzellen sich unmittelbar darauf wieder theilen und so dem Vorgange des Zellkerns folgen; sonst würden zweikernige Zellenstadien viel häufiger sein, als sie es in Wirklichkeit sind. Wir können diese Theilungsvorgänge daher als eine Art beschleunigter Zelltheilung auffassen.

Diese Viertheilung erfolgt nun nach gewissen Gesetzen, in welche sich sämmtliche beobachtete Erscheinungen einreihen lassen [2]). Entweder theilt sich der Kern nach zwei senkrecht aufeinanderstehenden sich durchkreuzenden Ebenen in vier Portionen, welche sämmtlich sichtbar sind oder nur eine dieser Theilungsebenen geht durch den Kern hindurch, während die beiden so entstandenen Hälften wieder getheilt werden, wobei wir je nach der Lage dieser Ebenen zwei Bilder erhalten. Entweder stehen die vier deutlich sichtbaren Portionen in Kreuzform gegenüber, alsdann liegt die Haupttheilungsebene parallel der Beobachtungsfläche, oder wir haben nur drei Tochterkerne, indem sich zwei gegenseitig decken. Endlich können auch noch die vier neuen Kerne nach den Ecken eines Tetraeders vertheilt liegen. In diese Schemata lassen sich, wie schon gesagt, sämmtliche Viertheilungserscheinungen des Zellkerns unserer lymphoiden Zellen einreihen.

Nachdem ich nun so die Eigenschaften der lymphoiden Zellen als Einzelindividuen untersucht hatte, wandte ich mich der Aufgabe zu, ihre Beziehungen zu dem gesammten Organismus, das heisst, ihr Entstehen, ihre Functionen, ihre Umänderungen und

---

1) S. Fig. 2 *a—d*.
2) S. Fig. 3 *a—d*.

ihr zu Grunde gehen näher zu studiren. Wie über die lymphoiden Zellen der Anneliden überhaupt, so finden sich auch über diesen Punkt in der Litteratur nur wenige und sehr zerstreute Angaben, welche in dem letzten Theile dieser Arbeit angeführt werden sollen. Diese Angaben bestätigen, wie ich in der Folge zeigen werde, meine gewonnenen Resultate fast ausnahmslos oder sind wenigstens damit in Einklang zu bringen.

Ohne auf die Beschreibung der einzelnen Organsysteme näher einzugehen, will ich nur einen kurzen Ueberblick von dem geben, was man zunächst bei einer mässigen Vergrösserung des lebenden Wurmes sieht, und zwar will ich dazu eine etwa im vierzehnten oder fünfzehnten Segment gelegene Stelle wählen [1]). Die helle Leibeswand, welche einen prächtigen Einblick in das Innere des Wurmes gestattet, besteht aus einer vollkommen homogenen Cuticula, unter welcher eine Schicht von ziemlich niedrigen Epidermiszellen, die Epithelschicht, liegt. Es folgt hierauf die Muskelschicht, bestehend aus einer äusseren, dünneren Lage von Quermuskelfasern und einer inneren dickeren Schicht von Längsmuskelfibrillen; diese sind vielfach noch überkleidet von einer Schicht bindegewebiger Zellen. In der Mitte zieht sich der Darm hin, zusammengesetzt aus einem inneren, flimmernden, einschichtigen Cylinderepithel und einer äusseren Muskelschicht; zwischen beiden ziehen sich vielfach feine Blutgefässe hin. Dem Darme liegt das Rückengefäss auf, beide, Darm und Rückengefäss, sind überkleidet von einer Schicht von grossen mit gelbbraunen Körnern versehenen Zellen, welche früher als Leberzellen angesprochen wurden, für welche ich jedoch, aus später zu erörternden Gründen, den Namen „Chloragogenzellen“ wählen will. Dem Rückengefäss entgegengesetzt, jedoch gänzlich vom Darme getrennt, verläuft das Bauchgefäss, verschiedentlich Aeste an die Leibeswand abgebend, welche meist in einer den Längsmuskelfasern parallelen Richtung sich hinziehen. Zum Theil wird das Bauchgefäss umwunden von dem mittleren Theil der Segmentalorgane, langen Schleifencanälen, und beide, das Bauchgefäss wie die Schleifencanäle sind wieder umgeben von grossen bindegewebigen Zellen, welche durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen einen Gehalt an Fett vermuthen lassen; diese sind es, mit welchen wir uns zunächst zu beschäftigen haben.

Was die Verbreitung dieser Zellen im Körper des Wurmes

---

[1]) S. Fig. 9.

anbetrifft, so lässt sich zunächst constatiren, dass sie in den ersten Segmenten nicht zu finden sind. Erst vom fünften oder sechsten Segment an treten sie, dann allerdings um so stärker auf, um mehr und mehr abnehmend und kleiner werdend, in den hinteren Segmenten wieder zu verschwinden. Dies steht in Uebereinstimmung mit dem Resorptionsgeschäft, welches erst in dem hinteren Theile des Körpers stattfindet. Es ist übrigens keine fortlaufende Kette von solchen Zellen, sondern sie brechen mitunter ganz plötzlich ab, um dann im nächsten Segment von neuem aufzutreten.

Die Frage, ob sie dem Bauchgefässe, ob den Schleifenkanälen aufsitzen, lässt sich sehr schwer entscheiden. Bald scheinen sie mehr dem Verlaufe des Schleifenkanales zu folgen, bald sieht man sie unzweifelhaft direct dem Bauchgefäss aufsitzen, jedenfalls stehen aber die dem Schleifencanal etwas folgenden Zellen in engstem Zusammenhange mit den das Bauchgefäss umgebenden Zellen. Die Form der einzelnen Zellen ist eine länglichrunde, durch Aneinanderlagerung werden sie vielfach etwas abgeplattet. Der Inhalt ist im Allgemeinen homogen, stark lichtbrechend, mitunter auch fein granulirt. Dass die Zellen ihr Lichtbrechungsvermögen Fetttropfen verdanken, davon kann man sich leicht überzeugen. Uebt man nämlich einen leichten Druck auf das Deckgläschen aus, so treten aus diesen Zellen eine Menge grösserer und kleinerer kugelrunder Tröpfchen heraus, die schon durch ihre optischen Eigenschaften ihre Natur verrathen. Eine Schwärzung bei Anwendung von Ueberosmiumsäure, wie eine leichte Löslichkeit in Aether machen es nicht mehr zweifelhaft, dass wir es hier mit Fett zu thun haben. Ein Kern ist stets vorhanden und schon meist ohne Anwendung von Kernfärbemitteln als blasses, längliches Bläschen mit einem Kernkörperchen zu sehen.

Zu der Entdeckung, dass diese Bindegewebszellen, als welche wir sie auffassen müssen, lymphoide Zellen liefern, kam ich durch anhaltende Beobachtung einer solchen Zelle, welche ziemlich frei in die Leibesflüssigkeit hineinragte; es ist dieselbe, welche in Fig. 5 mit *α* bezeichnet ist. Diese Zelle war von cylindrischer Form, feingranulirt und mit einem deutlichen Zellkern versehen. Nach einiger Zeit bemerkte ich, wie von einer Seite her eine Einkerbung erfolgte, diese ging tiefer und tiefer und trennte endlich die Zelle in zwei Theile, einen grösseren, noch fest am Bauchgefäss sitzenden, und einen kleineren, der lose mit der festsitzenden Zelle zusammenhing. Leider war während dieser Abschnürung der Zellkern unsichtbar geworden, und erst als die Trennung eine voll-

kommene war, zeigten sich wieder zwei Kerne von gleicher Grösse, der eine der noch festsitzenden, der andere der abgeschnürten Zelle angehörend. Letztere zeigte nun durchaus den Typus einer lymphoiden feingranulirten Zelle, und wenn ich auch bei dieser das Lostrennen und Herumschwimmen nicht mehr beobachten konnte, so gelang mir dies bei einigen andern ganz vollkommen. Gewöhnlich stiess an eine solche abgeschnürte, nur lose mit der Mutterzelle zusammenhängende Zelle eine andere lymphoide Zelle oder auch ein Complex von solchen, von der heftig strömenden Leibesflüssigkeit getrieben, an, und riss sie mit sich fort. Die abgerissene Zelle flottirte nun, von andern lymphoiden Zellen nicht mehr unterscheidbar, in der Leibesflüssigkeit herum. Durch diese directen Beobachtungen glaube ich nachgewiesen zu haben, dass ein Theil der lymphoiden Zellen von diesen das Bauchgefäss umgebenden Bindegewebszellen abstammt.

Schon vorher hatte ich bereits erwähnt, dass diese bindegewebigen Zellen nur einen Theil der lymphoiden Zellen liefern, ein anderer Theil nimmt seinen Ursprung aus Zellen der Leibeswand, und zwar gelangte ich zu dieser Thatsache durch das Studium der innersten Schicht derselben, den Längsmuskelfasern. Bei eingehender Betrachtung dieser Schicht und bei günstiger Lage vermag man mitunter Stellen wahrzunehmen, an welchen die Muskelzüge auseinander gewichen sind, um eine mit Leibesflüssigkeit erfüllte Längsfurche zu bilden. Konstant lässt sich ein solcher offener Canal an der dem Rückengefässe gegenüberliegenden Leibeswand bemerken; unter günstigen Umständen sieht man aber auch, wie zu beiden Seiten sich diese Furchen hinziehen. Sie scheinen im fünften Segmente zu beginnen und ziehen sich in gerader Linie bis in die hinteren Segmente hin. Bei heftigen Contractionen des Wurmes lässt es sich leicht beobachten, wie die oberen Ränder dieser Canäle mitunter zusammentreten, so dass also zeitweilig vollständig geschlossene Röhren entstehen, wo vorher offene, ihrer ganzen Länge nach mit der Leibeshöhle communicirende Rinnen sich befanden.

In diesen Zwischenräumen liegen nun in langen Zügen kleine, hellglänzende Zellen, bald mehr vereinzelt, bald dichtgedrängt zusammen und zwar befinden sich diese Zellen auf dem Boden der Rinne, was man leicht dadurch erkennt, dass sie bei heftigen Contractionen von den oberen Rändern derselben überdeckt werden. Was ihre Gestalt anbetrifft, so kann man zwei Arten unterschei-

den. Die einen sind rundliche, scharfcontourirte, glänzende Körperchen mit homogenem Inhalt und einem grossen, aber meist undeutlichen Zellkern, die andern zeigen mehr zackige Formen, sind etwas granulirt, ihr Zellkern ist oft deutlich sichtbar. Wendet man ein Kernfärbungsmittel an, wozu ich mich des Pikrocarmins bediente, so sieht man den Kern als einen rundlichen, mitunter auch etwas eckigen Körper, in ihm fadenförmig vertheilt das stärker gefärbte Chromatin. Meist lässt sich auch ein Kernkörperchen unterscheiden. Ausser durch ihre Granulirung unterscheidet sich die eine Art auch noch durch ihre Grösse von der andern. Nach Untersuchung einer Reihe von Individuen verschiedenen Alters in Bezug auf diesen Punkt gelangt man zu dem Resultate, dass beide Zellarten bei jungen wie bei alten Thieren vorkommen, und zwar finden sich die runden Zellen in den vorderen Segmenten, die gezackten in den hinteren. Zugleich wird man aber, die Canäle von vorn nach hinten verfolgend, bemerken, dass beide Zellarten ganz allmählig in einander übergehen. Wenn man bei älteren Thieren, deren Durchsichtigkeit sich allerdings etwas verringert, die gezackten Zellen längere Zeit beobachtet, so wird man finden, dass sie ihre starre Form durchaus nicht bewahren, sondern dass sie, wenn auch langsam, so doch ganz deutlich amöboide Bewegungen vollführen. Ja, noch mehr! verfolgt man den Canal noch ein Stück weiter nach hinten, so sieht man, wie diese Zellen, die hier bereits eine ziemlich ansehnliche Grösse besitzen, von der Leibeswand losgerissen, in dem Canale hin und her fluctuiren[1]; einige haben sich an die Wandungen des Canales festgesetzt, wo sie amöboide Bewegungen vollführen, andere aber gelangen gelegentlich in die Leibeshöhle und sind hier von den andern lymphoiden Zellen nicht mehr zu unterscheiden. Es ist hiermit nachgewiesen, dass diese in den Muskelzwischenräumen liegenden Zellenzüge sich ebenfalls an der Bildung der lymphoiden Zellen betheiligen, zugleich verdient aber noch der Punkt vollste Aufmerksamkeit, dass diese Canäle, in denen die lymphoiden Zellen entstehen, zu Lymphspalträumen werden und Lymphbahnen darstellen, welche allerdings von dem grössten aller Lymphräume, der Leibeshöhle, noch wenig geschieden sind, die vielleicht jedoch eine sehr wichtige phylogenetische Bedeutung als erstes Auftreten eines Lymphgefässsystems besitzen.

---

[1]) S. Fig. 8 *a*, *b*, *c*.

Wie schon bei der Beschreibung des Bauchgefässes bemerkt war, gehen von diesem seitliche Aeste in die Leibeswand hinein, um parallel den Muskelzügen zu verlaufen. Es lässt sich nun unschwer feststellen, dass diese Bauchgefässäste am Grunde der eben beschriebenen Canäle liegen. Wo sie fehlen, was aber nur auf ganz kurze Entfernungen hin geschieht, da werden auch die Zellen undeutlicher und gehen mehr in einander über. Einmal auf diese Erscheinung aufmerksam geworden, überzeugte ich mich unschwer, dass die Zellen der Gefässwand direct aufsitzen. Nicht so leicht gelang mir dies bei dem in der Rückenlinie liegenden Zellenstrang, und lange Zeit suchte ich vergeblich, bis mir ein günstiger Zufall das Profil eines solchen Canales lieferte. Das Bild war überraschend, denn auf das Deutlichste sah ich, wie auch hier die Zellen einem allerdings sehr feinen blassen Gefässe aufsassen, welches ich, nachdem ich es einmal gesehen, noch öfter constatiren konnte[1]). Es bleibt auch hier kein Zweifel, dass die Zellen einem Blutgefässe aufsitzen, welches, wie man sich überzeugen kann, ebenfalls vom Bauchgefässe herrührt.

Es dürfte deshalb die Behauptung wohl gerechtfertigt sein, dass die Bildungsstätte der lymphoiden Zellen an dem Bauchgefäss und den davon ausgehenden Gefässschlingen zu suchen ist. Diese Beziehung der lymphoiden Zellen zu einem Theile des Gefässsystems scheint demnach in einem wichtigen Zusammenhange mit ihren Functionen zu stehen, und diese Functionen näher kennen zu lernen war daher die nächste Aufgabe, welche ich mir stellen musste.

Wenn man beim lebenden Wurme die hin und her fluctuirenden lymphoiden Zellen näher betrachtet, so kann man sie jetzt eher nach ihrer Abstammung unterscheiden. Die grösseren, mit meist rundlichen Formen, nur selten mit zackigen Fortsätzen, sind Abkömmlinge der bindegewebigen Zellen, welche Bauchgefäss und Segmentalorgan umkleiden und sind durch Abschnürung entstanden. Die kleineren mit stacheligen Fortsätzen versehenen, granulirten lymphoiden Zellen stammen dagegen aus der Leibeswand, wo sie sich von ihrem Untergrunde abgelöst haben. Mitunter sieht man Theilungsstadien und auch die Theilung geht ziemlich rasch vor sich, so dass sie unschwer zu beobachten ist. Ausser diesen fluctuirenden Zellen mit ihren characteristischen Fortsätzen,

[1]) S. Fig. 8 *a*.

welche ihnen das Bild einer von ihrer Unterlage losgerissenen, in der Flüssigkeit herumtreibenden Amöbe verleihen, sieht man eine ganze Anzahl, welche an der Leibeswand festsitzen, rundliche Formen annehmen und langsame amöboide Bewegungen vollführen. Dies wurde bereits für die vorhin beschriebenen Lymphkanäle erwähnt. Die von Muskelstreifen gebildeten Seitenwände derselben sind da, wo die Zellen sich bereits von ihrer Unterlage losgerissen haben und amöboid geworden sind, oft dicht besetzt mit diesen Zellen, welche sich an ihnen ausbreiten. Dies ist aber nur ein vereinzelter Fall, man sieht sie nämlich an den verschiedensten Stellen, der Leibeswand bald nur lose anhängend, bald vollständig ausgebreitet darauflliegend. In den meisten Fällen wird man bemerken, dass an den Stellen, wo solche lymphoide Zellen liegen, die Längsmuskelschicht etwas auseinandergewichen ist und erstere in den dadurch entstandenen Spaltraum eindringen. Dieses Bild lässt sich an Querschnitten ganz gut fixiren, besonders schön sieht man es aber an Tangentialschnitten durch die Leibeswand [1]). Mitunter verändern dabei die Zellen ihre Form ganz auffällig, indem sie sich in die Länge ziehen und Fortsätze von Fadendünne zwischen die einzelnen Muskellamellen strecken.

Während es mir nicht gelang, das directe Eintreten solcher lymphoider Zellen in die Spalten der Muskelzüge mit voller Sicherheit zu beobachten, glückte es mir einige Male, das Austreten und Zurückgehen in die Leibeshöhle auf das Deutlichste zu sehen. Die betreffende Zelle hob sich, eine rundliche Form annehmend, langsam aus der Spalte wieder heraus, bis sie endlich, als ziemlich homogene Zelle von rundlicher Form, von der in der Leibeshöhle heftig strömenden Flüssigkeit abgerissen und mit fortgeführt wurde [2]). Ich bemerke dazu ausdrücklich, dass diese Zellen kaum noch Spuren von Granulation zeigten, während die zwischen den Muskelfasern liegenden stets stark granulirt waren. Es ist daher höchst wahrscheinlich, dass die Zellen zwischen die Gewebe eindringen, etwas von ihrem Inhalte abgeben und dann wieder in die Leibeshöhle gelangen. Wenn sie nun diese Function erfüllt haben, wenn sie die in ihnen aufgespeicherten Nahrungsstoffe an die Gewebe abgegeben haben, so müssen sie nun entweder als nutzlos zu Grunde gehen, oder aber sie müssen neue Functionen erfüllen. Die Lösung dieser Frage glaube ich gefunden zu haben,

---

[1]) S. Fig. 8 *c*.
[2]) S. Fig. *b*—*f*.

indem ich behaupte und beweisen will, dass aus diesen lymphoiden Zellen, die den Darm und das Rückengefäss bedeckenden sogenannten „Leberzellen" entstehen, deren Ursprung bis jetzt noch nicht bekannt gewesen ist. Dem nächsten Theile meiner Arbeit vorgreifend, will ich zugleich bemerken, dass diese „Leberzellen" mit einer secretorischen Thätigkeit in den Darm durchaus nichts zu thun haben und werde daher, dem Vorschlage Claparède's [1]) folgend, den ihnen von Morren [2]) gegebenen Namen der Chloragogenzellen annehmen.

Zunächst etwas über die Verbreitung der Chloragogenzellen im Wurmkörper. Ganz ausnahmslos lässt es sich zuförderst constatiren, dass dieselben in den ersten vier Segmenten fehlen und erst mit dem fünften beginnen. Dicht aneinander gelagert überziehen sie von diesem Segment an Darmtractus und Rückengefäss, um in den hinteren Segmenten minder zahlreich aufzutreten und endlich gonz zu verschwinden. Das Bild, welches wir bei einer Betrachtung der Chloragogenzellen am lebenden Wurme erhalten, giebt leicht zu Täuschungen Anlass. Man sieht dicht aneinandergedrängte halbkugelige Zellen, erfüllt von einer grösseren oder geringeren Anzahl von gelblichbraunen, stark lichtbrechenden Körnchen. Erst ein Querschnitt zeigt uns, dass dieses Bild nur die rundlichen freien Enden der Chloragogenzellen darbietet; die Zellen selbst sind lang und schmal und stehen radienförmig um den Darm und das Rückengefäss herum. Am Deutlichsten sieht man dies an einem Querschnitte, der durch die vorderen Segmente gelegt ist. Hier ist ihre Gestalt eine keilförmige zu nennen [3]). In den hinteren Segmenten nehmen sie an Zahl ab, werden rundlicher und auch kleiner. Der Grössenunterschied der vorderen Chloragogenzellen von den hinteren ist meist ein ganz beträchtlicher, indem erstere die zwei- und dreifache Grösse der letzteren erreichen. Dies scheint in einem sehr engen Zusammenhange mit der verschiedenen Menge der gelblichbraunen Körnchen zu stehen, welche den Inhalt bilden. Es ist nämlich eine leicht zu beobachtende Thatsache, dass die vorderen Chloragogenzellen bedeu-

---

[1]) E. Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19 p. 615.

[2]) C. Morren, Descriptio structurae anatomicae et expositio Historiae naturalis Lumbrici vulgaris sive terrestris. 1826. p. 135 und 142.

[3]) S. Fig. 10.

tend mehr von diesen Körnchen enthalten wie die hinteren, welche letzteren mitunter nur einige wenige besitzen. Bei diesen Zellen nun, welche nur wenig solcher Körnchen enthalten, die also noch ziemlich durchsichtig sind, lässt sich zuweilen ein Zellkern constatiren. Dass alle Chloragogenzellen einen Kern besitzen, sieht man auf Schnitten, nach Anwendung von Kernfärbungsmitteln. Im Inneren des Kernes, der etwa Grösse und Form des Kerns der lymphoiden Zellen besitzt, ist fast stets ein Kernkörperchen vorhanden. Neben den gelbbraunen Körnchen treten hie und da auch farblose auf, wie wir sie schon bei lymphoiden Zellen gesehen haben; sie lassen sich aber von ersteren leicht durch ihre Löslichkeit in Aether unterscheiden. Die braunen Körner verändern sich dabei durchaus nicht, so dass sie nicht aus Fett zu bestehen scheinen. Auch gegen andere Chemikalien sind sie sehr resistent, weder Säuren noch Sodalösung (2 $^0/_0$) greift sie an. Auch aus Albuminaten scheinen sie nicht zu bestehen, da sie, mit Zuckerlösung und concentrirter Schwefelsäure behandelt, ihre Farbe durchaus nicht verändern, während die anderen im Wurm enthaltenen Eiweisskörper sich schön rosenroth färben. Jedenfalls scheinen es also keine Stoffe zu sein, welche irgend welchen bekannten Nährstoffen an die Seite zu stellen wären, und man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man diese Körnchen als Excretionsproducte ansieht. Ihre Form ist eine rundlich polygonale, bei sehr starker Vergrösserung zeigen sie eine doppelte Contour, die man anfänglich auf Brechungserscheinungen zurückzuführen geneigt ist. Behandelt man indessen die Körnchen mit einer Lösung von Jod in Jodkalium, so erhält man einen dunklen braunen Kern, umgeben von einer farblosen Hülle. Wenn man sie als Excretionsproducte ansieht, so denkt man dabei natürlich zuerst an Excretionsproducte des Darmes. Damit lässt sich aber die Thatsache nicht in Einklang bringen, dass auch dem Rückengefäss Chloragogenzellen aufsitzen, die demselben sogar weiter nach hinten folgen als dem Darm. Betrachten wir uns die Stelle, wo die Chloragogenzellen vom Darme verschwunden sind, dem Rückengefäss aber noch ein Stück weit folgen, etwas näher. Ausser diesen kleinen runden Zellen, die ziemlich zerstreut auf dem Gefässe sitzen, sehen wir auch die characteristischen braunen Körnchen, aber hier nicht im Inneren der Zellen, sondern der Gefässwandung direct aufsitzend, entweder vereinzelt oder auch zu kleinen Gruppen zusammengeballt [1]). Andererseits sehen wir auch

[1]) S. Fig. 11 *b*.

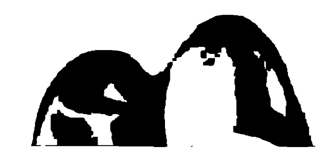
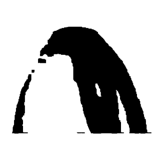
Chloragogenzellen, welche nur wenige, mitunter noch gar keine dieser Körnchen aufgenommen haben. Diese Zellen zeigen einen homogenen, selten etwas granulirten Inhalt und einen mit Kernkörperchen versehenen Kern. Die Aehnlichkeit dieser Chloragogenzellen mit lymphoiden Zellen ist ganz auffällig; am meisten ähneln sie denjenigen, welche sich aus den Zwischenräumen der Längsmuskelschicht wieder herausbegeben und ihre Function also bereits erfüllt haben. Solche Zellen, welche in der Leibesflüssigkeit viel umherschwimmen, lassen sich zumal am hinteren Körperende vielfach beobachten. Durch die Bewegungen der Flüssigkeit hin- und hergetrieben, stossen sie mitunter an das Rückengefäss an, auf welchem sie hingleiten, um von Neuem abgerissen und von der Strömung hinweggeführt zu werden. Beobachtet man nun eine solche lymphoide Zelle anhaltend, so sieht man mitunter, wie sie sich nicht mehr von der Gefässwand, an welcher sie anklebt, loszureissen vermag, obwohl sie von der heftig fluctuirenden Leibesflüssigkeit hin und her gerissen wird. Ihre Basis verbreitert sich allmählig, und befinden sich an der Anheftungsstelle der Gefässwand aufliegende Körnchen, so werden dieselben umschlossen und in die Zelle aufgenommen. Es ist übrigens durchaus nicht immer der Fall, dass die lymphoiden Zellen sich nur da festsetzen, wo sich derartige Körnchen befinden, ebenso häufig kleben sie an körnchenfreien Stellen der Gefässwand fest[1]). Das Resultat dieser directen Beobachtungen ist also dies, dass ein Theil der lymphoiden Zellen sich durch Anheftung an das Rückengefäss und Aufnahme der diesem aufsitzenden Körnchen in Chloragogenzellen verwandelt. Diese lymphoiden Zellen gehörten in allen ziemlich zahlreich zur Beobachtung gelangenden Fällen jener homogenen, runden Art an, wie sie aus den Muskelzwischenräumen heraustritt, niemals konnte das Ankleben jener Zellen beobachtet werden, welche bei deutlicher Granulirung die schon beschriebenen stachelförmigen Ausläufer zeigten. Am besten eignen sich zur Feststellung dieser Thatsachen diejenigen Individuen, welche bereits eine gewisse Grösse erreicht haben, ohne indessen schon geschlechtsreif zu sein.

So viel ist also bis jetzt gewonnen: Die dem Rückengefäss aufsitzenden Chloragogenzellen stammen von lymphoiden Zellen her, ihr braunkörniger Inhalt vom Rückengefäss.

Wie schon erwähnt, ist aber ausser dem Rückengefäss auch

---

[1]) S. Fig. 11 *a* und *b*.

noch der ganze vordere Darmtheil bis zum vierten Segmente hin mit diesen Zellen bedeckt. Dass diese einen andern Ursprung haben sollten, ist sehr unwahrscheinlich, es ist vielmehr anzunehmen, dass sie mit dem Rückengefäss in irgend welcher Beziehung stehen. Diese Beziehung ist nun sehr einfacher Natur. Der ganze vordere Darmtheil wird nämlich von feinen, vom Rückengefäss ausgehenden Blutgefässen umsponnen und die Chloragogenzellen sitzen daher nicht dem Darm auf, sondern diesen Gefässen. Diese den Darm spiralig umwindenden Gefässe sind bereits bei einer Anzahl von Oligochaeten und unter diesen auch bei unserm Tubifex beschrieben worden, wie ja auch die Thatsache, dass die Chloragogenzellen nicht dem Darme, sondern eben diesen Gefässen aufsitzen, schon bekannt ist. An Querschnitten lassen sich diese Verhältnisse recht gut feststellen [1]). Also auch diese scheinbar dem Darme aufsitzenden Chloragogenzellen stehen im engsten Zusammenhange mit dem Rückengefäss und seinen Verzweigungen, so dass sich jetzt ganz allgemein behaupten lässt, dass alle Chloragogenzellen dem Rückengefässe und seinen Aesten aufsitzen. Mit voller Bestimmtheit lässt sich ferner eine Verschiedenheit des Rückengefässes vom Bauchgefässe constatiren; dem Bauchgefässe sitzen farblose, homogene oder feingranulirte Zellen auf, das Rückengefäss wird umkleidet von gänzlich davon verschiedenen Zellen mit braunkörnigem Inhalte. Die ältere Bezeichnung der Chloragogenzellen als „Leberzellen" ist also unstatthaft, wenigstens in dem Sinne, als ob dieselben ein Secret in den Darm absonderten. Von irgend welcher Secernirung in den Darm kann schon deshalb keine Rede sein, weil diese Zellen mit dem Darm, wie vorhin nachgewiesen wurde, in gar keiner Beziehung stehen. Es liesse sich nur eine Parallele mit der Leber ziehen, insofern als in beiden Fällen Stoffe zu Grunde gehen, welche aus den Blutgefässen ausgeschieden werden; in dem einen Falle sind es die verbrauchten Blutkörperchen, in dem andern die gelbbraunen Körnchen, von denen wir nur annehmen können, dass sie vom Rückengefässe ausgeschieden werden. Zu der Annahme, dass die Cloragogenzellen eine excretorische Function ausüben, dass also die braunen Körnchen als unbrauchbare Stoffe aus dem Körper entfernt werden, nöthigen uns verschiedene Erscheinungen.

Schon bei der Beobachtung der Bildung von Chloragogen-

---

1) S. Fig. 10 *gsch*.

zellen war es mir aufgefallen, dass sich solche Zellen, welche bereits einige Körnchen aufgenommen hatten, wieder abrissen und von neuem fluctuirten, doch kann dies nur als ein Uebergangsstadium von lymphoiden Zellen zu Chloragogenzellen aufgefasst werden. Anders mit den Chloragogenzellen, welche, gänzlich mit Körnchen gefüllt, von Zeit zu Zeit zwischen den lymphoiden Zellen in der Leibesflüssigkeit herumtreibend gefunden werden; mitunter ist sogar das Protoplasma der Zelle geschwunden, und es bleibt nur ein traubiges Conglomerat einzelner Körner übrig [1]). Man kann sich leicht durch directe Beobachtung von dem Loslösen dieser Zellen von den Gefässwandungen überzeugen; und zwar geschieht dies in den vorderen Segmenten. Betrachtet man eine solche abgelöste Zelle mit starker Vergrösserung, so sieht man zwischen den braunen Körnern eine Menge kleiner schwarzer Concremente [2]). Je stärker in einer solchen Zelle die Concremente auftreten, desto mehr nimmt die Zahl der braunen Körnchen ab und man kann bisweilen in den ersten Segmenten solche Chloragogenzellen sehen, deren Inhalt fast ganz aus dieser schwärzlichen, feinkörnigen Masse besteht. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass der braunkörnige Inhalt allmählig in diesen Detritus zerfällt. Eine andere Beobachtung scheint damit in innigem Zusammenhange zu stehen. Mitunter sieht man nämlich das Innere der Segmentalorgane vollständig ausgefüllt von ebenderselben schwärzlich körnigen Masse. Nichts liegt also näher als anzunehmen, dass die Flimmertrichter die Reste der abgelösten und zerfallenen alten Chloragogenzellen aufnehmen und durch die Segmentalorgane nach Aussen befördern. Wenn ich nun auch die Thatsache betonen muss, dass es mir weder gelungen ist, das Eintreten dieser Reste in den Flimmertrichter, noch das Austreten in das umgebende Wasser direct zu sehen, so ist dies doch bei der Schwierigkeit, diese Beobachtungen anzustellen, kein Grund, diese Annahme für irrthümlich zu erklären. Die Segmentalorgane fungiren also wahrscheinlich als Excretionsorgane, indem sie den unbrauchbaren Inhalt der zerfallenen Chloragogenzellen nach Aussen befördern.

Damit ist die Reihe der Veränderungen, welche die lymphoiden Zellen zu durchlaufen haben, geschlossen, und es dürfte nicht unangebracht sein, die Resultate dieser Arbeit in wenig Worten zusammenzufassen.

---

[1]) S. Fig. 12 *b*.
[2]) S. Fig. 12 *a*.

Der erste Theil der Untersuchung, die Betrachtung der lymphoiden Zellen an sich, ergab folgendes:

1. Die lymphoiden Zellen können unterschieden werden als gekörnte und ungekörnte.

2. Beide Arten sind durchgängig mit einem Zellkern versehen.

3. Die Bewegung der Zellen unterscheidet sich durch nichts von der Bewegung von Amöben, es ist eine active Bewegung des hyalinen Exoplasmas, dem das gekörnte Entoplasma passiv folgt.

4. Es erfolgt eine Vermehrung dieser Zellen durch Theilung, und dieser Theilung geht eine directe Kerntheilung voraus, das heisst, der Zellkern theilt sich durch Abschnürung in zwei, ohne Kerntheilungsfiguren zu bilden.

5. Ausser dieser einfachen Zelltheilung existirt noch eine beschleunigte, indem der Kern sich durch Abschnürung in vier Theile theilt, von denen jedoch je zwei zusammenbleiben, so dass also der Viertheilung des Kerns zunächst nur eine Zweitheilung der Zelle entspricht; sehr wahrscheinlich theilt sich aber eine solche zweikernige Tochterzelle in kurzer Zeit wieder.

Die Beziehungen der lymphoiden Zellen zum Gesammtorganismus lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1. Die lymphoiden Zellen entstehen im vorderen Theile des Körpers aus Zellen, welche dem Bauchgefässe und dessen Verzweigungen aufsitzen; es lassen sich dabei zwei Arten der Entstehung constatiren. Entweder schnüren sich die lymphoiden Zellen von den grossen, bindegewebigen, das Bauchgefäss umgebenden Zellen ab, oder sie entstehen durch Loslösen von Zellen der Leibeswand. Diese letzteren sitzen Bauchgefässästen auf, welche in Zwischenräumen der Längsmuskelschicht liegen, und diese werden durch Ablösen und Fluctuiren der in ihnen liegenden Zellen zu Lymphspalträumen.

2. Man findet vielfach lymphoide Zellen in Spalten der Muskellamellen eingelagert; durch Heraustreten werden sie zu vollkommen runden Körpern, wobei ihr vorher granulirter Inhalt homogen geworden ist.

3. Auch dem Rückengefäss und dem von diesem ausgehenden Darmgefässnetz sitzen Zellen auf, die sich aber durch ihren braunkörnigen Inhalt von den Zellen des Bauchgefässes unterscheiden. Dies sind die früher als „Leberzellen" bezeichneten Chloragogenzellen.

4. Die Chloragogenzellen entstehen aus lymphoiden Zellen und zwar durch das Ankleben der runden, homogenen Art derselben an die Gefässwand; diese werden zu Chloragogenzellen durch Aufnahme von gelbbraunen Körnchen, welche sich auf der Oberfläche der Rückengefässwand befinden.

5. Mit solchen Körnchen vollständig erfüllte Chloragogenzellen lösen sich los, schwimmen in der Leibesflüssigkeit umher, und ihr Inhalt zerfällt in einen schwärzlichen Detritus. Dieselbe Masse findet sich bisweilen in grosser Menge in den Segmentalorganen und wird von diesen wahrscheinlich nach Aussen befördert.

Auf Grund dieser Resultate dürfte der Versuch nicht allzu gewagt erscheinen, den muthmasslichen Kreislauf eines solchen Lymphkörperchens zu beschreiben. Wir haben zunächst gesehen, dass die lymphoiden Zellen auf zweierlei Wegen entstehen. Entweder schnüren die grossen, um das Bauchgefäss herumsitzenden Zellen kleinere ab, die dann von der Leibesflüssigkeit mit fortgerissen werden, oder es nehmen in der Leibeswand liegende kleine rundliche Zellen allmählig amöboide Bewegung an, reissen sich von der Unterlage los und fluctuiren zunächst in ihrer Bildungsstätte, den Muskelzwischenräumen, welche dadurch zu Lymphspalträumen werden. Erst später vermischen sie sich mit der ersten Art in der Flüssigkeit der Leibeshöhle. In dieser herumtreibend, kommt das amöboide Stadium der lymphoiden Zellen zur höchsten Entwickelung, nicht nur was ihr Bewegungsvermögen anbetrifft, sondern auch in Bezug auf ihre Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren. Um nun ihre Functionen zu erfüllen, setzt sich die Zelle an irgend einer Stelle der Körperwand fest, lagert derselben auf oder sucht in die Spalten der Längsmuskelschicht einzudringen. Auch die Wandungen der Lymphspalträume sind theilweise mit solchen sich festsetzenden Zellen bedeckt. Nachdem der Zelle dieses Eindringen gelungen, verweilt sie längere Zeit darin, um später als gänzlich homogen wieder herauszukriechen. Alsdann nimmt sie eine runde Gestalt an, wird von der strömenden Leibesflüssigkeit wieder mit fortgerissen und klebt, wenn sie auf ihren Wanderungen an den hinteren Theil des Rückengefässes gelangt ist, diesem an, um durch Aufnahme brauner, vom Rückengefäss stammender Körnchen zu einer Chloragogenzelle zu werden. Als solche wächst sie durch vermehrte Aufnahme dieser Körnchen heran, wird in Folge dessen von andern Chloragogen-

zellen zusammengepresst und erhält allmählig eine keilförmige Gestalt. Vermag sie nun keine weiteren Körnchen aufzunehmen, so löst sie sich von der Gefässwand ab, schwimmt eine Zeit lang wieder in der Leibesflüssigkeit umher und zerfällt endlich, wobei ihr Inhalt, die braunen Körnchen, sich zu einem schwärzlichen Detritus umwandeln, der von den Flimmertrichtern aufgenommen und durch die Segmentalorgane nach Aussen befördert wird.

Es ergeben sich hieraus eine Reihe der innigsten Beziehungen zwischen dem Blutgefässsystem und der Leibesflüssigkeit mit ihren lymphoiden Zellen. Die Thatsache, dass diese Zellen ihren Ursprung vom Bauchgefässe nehmen, macht die Annahme sehr wahrscheinlich, dass sie von demselben Stoffe erhalten, welchen sie weiter im Körper zu verbreiten haben. Vor allem dürften es, wie bei höheren Thieren, Proteinstoffe und Kohlenhydrate sein, welche auf diese Weise transportirt werden. Eine ganz entgegengesetzte Function hat das Rückengefäss übernommen; es werden hier Stoffe abgeschieden, welche für den Organismus nicht mehr brauchbar sind, und als Träger dieser Stoffe fungiren wieder die lymphoiden Zellen, nachdem sie den ersten Theil ihrer Aufgabe erfüllt haben. Das eine übernimmt es, die zum Aufbau des Körpers nöthigen Materialien herbeizuschaffen, das andere, unbrauchbare abzuscheiden; der Vergleich zwischen Arterie und Vene ist daher wohl gerechtfertigt. Das Blutgefässsystem ist es also zunächst, welches die Nahrungsstoffe aus dem Darme aufnimmt, von diesen geht dann ein Theil in die lymphoiden Zellen über. Die Thatsache, dass nur im vorderen Theile des Körpers die Abgabe dieser Stoffe aus den Blutgefässen erfolgt, harmonirt sehr gut mit der Annahme, dass im hinteren Theile des Körpers die Respiration stattfindet. Dieser Körpertheil wird von dem Thiere fortwährend stark im Wasser bewegt und selbst, wenn sich das Thier im Schlamme vergraben hat, ragt dieses Körperende unter heftigen Bewegungen in das Wasser herein.

Es werden sich, wenn einmal diese Vorgänge in allen ihren Einzelheiten geprüft und als Thatsachen anerkannt sind, eine Menge der interessantesten Beziehungen zu den analogen Organsystemen anderer Thiergruppen ergeben; dies würde aber weit über das Ziel dieser Arbeit hinausgehen, und ich werde mich im folgenden Abschnitte begnügen müssen, auf die entsprechenden Verhältnisse bei andern Anneliden, so weit dieselben bis jetzt studirt sind, hinzuweisen.

Es wird sich, wie ich hier gleich vorausschicken will, herausstellen, dass die von mir beim Tubifex aufgefundenen Verhältnisse, mit den bis jetzt bei andern Anneliden, besonders Oligochaeten, bekannten Thatsachen, die sich freilich nur als in den verschiedensten Werken zerstreute Beobachtungen auffinden lassen, in jeder Weise harmoniren.

Wenn nicht alle über diesen Punkt gemachten Beobachtungen in Vorliegendem eingetragen sind, so möge man dies mit der ungeheuer angewachsenen Annelidenliteratur entschuldigen, welche es sehr schwierig macht, alle derartigen vereinzelten Bemerkungen zu sammeln.

Die lymphoiden Zellen der Anneliden sind schon lange bekannt und bei einzelnen Arten beschrieben worden. So erwähnt bereits Gruithuisen [1]), dass einige Naiden in dem Raume zwischen der muskulösen Haut und dem Darmkanale Chyluskörperchen enthalten, die er mit dem Fettkörper der Insecten vergleicht. Eine eingehendere Betrachtung liefert jedoch erst Wharton Jones [2]) in seiner Arbeit über die Blutkörperchen in ihren verschiedenen Entwickelungsphasen bei verschiedenen Thierklassen. Jones kann als der erste gelten, welcher die amöboide Bewegung bei lymphoiden Zellen beobachtet und beschrieben hat. Blut und Leibesflüssigkeit der Anneliden vermag Jones noch nicht zu trennen; er spricht nur von „blood-corpuscles", unter welchen Begriff er die lymphoiden Zellen einfasst. In seinen Beobachtungen, die er am Regenwurm und am medicinischen Blutegel angestellt hat, kommt er zu dem Schlusse, dass man zwischen gekörnten Zellen und ungekörnten unterscheiden muss. Während er für die letzteren einen Zellkern aufgefunden hat, ist ihm dies bei den gekörnten Zellen nicht gelungen, er hält sie deshalb für kernlos. Quatrefages [3]) trennt bereits bei Anneliden ein Blutgefässsystem und eine Flüssigkeit der Leibeshöhle, in der eiförmige, oft unregel-

---

[1]) Gruithuisen, Ueber die Nais diaphana und Nais diastropha. Nova acta. Bd. 14. 1828. p. 412.

[2]) Wharton Jones, The blood-corpuscle considered in its different Phases of development in the Animal Series. Philos. transact. Royal. Soc. of London 1846. vol. 136. p. 64 u. 94. 95.

[3]) Quatrefages, Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Annal. des Scienc. I. XIV. 1850.

mässige Körperchen herumschwimmen. Den Zellkern derselben hat er aufgefunden. Sonst bietet die Arbeit von QUATREFAGES nur allgemeine Betrachtungen über diese Verhältnisse, die später berücksichtigt werden sollen. Erst durch WILLIAMS [1]) erhalten wir eine umfangreiche Abhandlung über diesen Gegenstand. An der Hand einer langen Reihe von Untersuchungen versucht er nachzuweisen, dass in der Thierreihe eine Steigerung vom Einfachen zum Zusammengesetzten nicht nur in der Leibesflüssigkeit, sondern auch in den festen Elementen derselben vorhanden ist. Er geht sogar soweit, auf Grund dieser vorgeblichen Verschiedenheiten eine Art Stammbaum zu zeichnen, den er betitelt „Diagram illustrative of the Classification of the Invertebrated Animals on the basis of the Fluids". Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass von einer fortschreitenden Entwickelung in diesem Sinne nicht die Rede sein kann. Wir werden gleich sehen, dass die höchst entwickelten Thiere im Wesentlichen dieselben lymphoiden Zellen besitzen, wie die niederen.

Die nähere Beschreibung der lymphoiden Zellen der Anneliden imponirt mehr durch die Fülle der Beobachtungen in den verschiedenen Gattungen, als durch das tiefere Eindringen in diesen Gegenstand. Die Bewegungserscheinungen der lymphoiden Zellen führt WILLIAMS auf Coaguliren der stark fibrinhaltigen Flüssigkeit beim Zerreissen der Zellwand zurück. „This appearance has deceived some observers into the supposition, that such cells are ciliated, epithelial selfmotive bodies. They are not so." Unter diesen Beobachtern ist WHARTON SONES jedenfalls mit einbegriffen. Auch die Kernverhältnisse dieser Zellen sind von WILLIAMS nicht klar erkannt worden, wozu allerdings der gänzliche Mangel an irgend welchen Kernfärbungsversuchen beigetragen haben mag. Bald hat er bei einigen Zellen einen Kern entdeckt, bald beschreibt er dieselben als kernlos. Interessant sind seine Beobachtungen, dass kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen des jungen Thieres aus dem Ei, noch vor Entwickelung irgend welcher Anhänge, die Leibesflüssigkeit noch keine lymphoiden Zellen enthält, dagegen das Blut und das Blutgefässsystem schon vor Entstehung dieser Zellen vorhanden ist. Bei alten Thieren zeigt es sich, dass die lymphoiden Zellen allmählig verschwinden, an deren Stelle die Geschlechtsproducte treten.

---

[1]) WILLIAMS, On the Blood-proper and Chylaqueous Fluid of Invertebrate Animals. Phil. Transact. R. Soc. of London. v. 142. 1852

Eine ganze Reihe von Autoren, welche der lymphoiden Zellen wohl Erwähnung thuen, jedoch nichts wesentlich Neues bringen, können wir bei Seite lassen und uns den von Ranvier [1]) gemachten und in seinem „Lehrbuch der Histologie" niedergelegten Beobachtungen zuwenden. Die Untersuchungen dieses Forschers erstrecken sich zwar fast ausschliesslich auf die lymphoiden Zellen höherer Thiere, es ist aber interessant zu sehen, wie dieselben in allen wesentlichen Eigenschaften mit den beim Tubifex vorliegenden Zellen übereinstimmen. Ranvier beschreibt zunächst die Bewegung der lymphoiden Zellen sehr eingehend und schliesst daraus, dass sie keine Umhüllungsmembran besitzen; dann constatirt er an einer Reihe gefärbter Präparate eine Vermehrung des Kerns durch Sprossung und darauffolgende Abschnürung und im engsten Zusammenhange damit eine Theilung der Zelle. Diese Theilung ist ihm später auch direct zu beobachten gelungen. Anstatt zweier Kerne können sich nach ihm durch Sprossung drei, vier, ja eine noch grössere Anzahl bilden, ein Vorgang, der mit der von mir beschriebenen Viertheilung des Kernes zum Theil identisch zu sein scheint. Die Theilung selbst beschreibt er folgendermassen: „Wenn eine Lymphzelle zwei Kerne besitzt und unter dem Auge des Beobachters amöboide Erscheinungen zeigt, scheint jeder der Kerne die Bewegung eines bestimmten Theiles der Protoplasmamasse zu beherrschen. Diese Masse hat die Neigung, sich durch eine Art Ausziehung in zwei Theile zu theilen; die ausgezogene Mittelpartie verdünnt sich allmählig, reisst schliesslich durch und an Stelle einer Lymphzelle existiren deren zwei." Diese Beschreibung würde nach meinen Beobachtungen genau auf die Theilungserscheinungen der lymphoiden Zellen unseres Tubifex passen. Die Erscheinung, dass bei Versuchen, die Zellen in lebendem Zustande zu färben, dieselben absterben, ist auch Ranvier aufgefallen; nach ihm fällt das Sichtbarwerden des Kerns durch Färbung mit dem Tode der Zelle zusammen. Das Verdienst, diese Art der Theilung bei lymphoiden Zellen zuerst aufgefunden zu haben, gebührt daher Ranvier. Die Arbeiten Flemming's [2]) bestätigen diese Theilungsvorgänge. Von Interesse ist es, dass Fr. E. Schulze [3])

---

[1]) L. Ranvier's „Technisches Lehrbuch der Histologie", übersetzt von Nicati und Wyss. 1877. p. 145 u. f.

[2]) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882. p. 343 u. f.

[3]) Fr. E. Schulze, Rhizopodenstudien V. Arch. f. micr. Anat. 1875. Bd. 11. p. 583.

fast denselben Vorgang derartiger Kerntheilung mit nachfolgender Theilung des Körpers bei einer Amöbe, der Amoeba polypodia, beobachtet hat.

Die directe Zerschnürung von Kernen ist FLEMMING bei amöboiden Leukocyten fast nicht mehr zweifelhaft. Diese Beobachtungen, welche an Fröschen und der Larve von Siredon pisciformis angestellt wurden, erhalten durch die in dieser Arbeit beschriebenen Theilungsvorgänge von lymphoiden Zellen eines Anneliden eine neue Stütze. Es ist damit zugleich wieder ein Beitrag zur Feststellung des Vorkommens von directer Zelltheilung nach vorausgegangener directer Kerntheilung gegeben; und ferner lässt sich weiter behaupten, dass die bei Anneliden vorkommenden lymphoiden Zellen keinen wesentlichen Unterschied von denen höherer Thiere ergeben.

Wir kommen nun zu der Frage, was über die Entstehung der lymphoiden Zellen bis jetzt bekannt ist. Zunächst einiges über die bindegewebigen Zellen selbst, die Mutterzellen der Lymphkörper. Dieselben sind zwar in den meisten Arbeiten erwähnt worden, etwas Näheres aber über den Zusammenhang mit dem Gefässsystem erfahren wir erst durch LEYDIG [1]), der bei Phreoryctes constatirt, dass an den vom Bauchgefäss ausgehenden Gefässschlingen die Matrix der Intima sich continuirlich in Bindegewebe fortsetzt; er beschreibt dann noch ein streifiges Bindegewebe zwischen den Schenkeln der Schlingen, welches dieselben Kerne wie die Matrix besitzt. Beim Regenwurm erwähnt CLAPARÈDE [2]) in die Leibeshöhle hineinragende Zellwucherungen, welche sich um Gefässschlingen herum gebildet haben. Auch die verschiedenen Schlingen der Schleifenkanäle sind durch derartiges Bindegewebe miteinander verbunden. Von späteren Beobachtern ist noch NASSE [3]) zu erwähnen, welcher zugesteht, dass die sog. Drüsenzellen der Schleifencanäle, also ebenfalls bindegewebige Zellen, dem Bauchgefässe bei Tubifex so dicht anliegen, dass es schwer zu entscheiden ist, ob dieselben nicht fest mit dem Gefässe verwachsen sind.

---

[1]) FR. LEYDIG, Ueber Phreoryctes Menkeanus Hofm. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. 1865. p. 279, 280.

[2]) l. c. p. 580.

[3]) D. NASSE, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Diss. Bonn 1882. p. 11.

Die von mir als Lymphspalträume angesprochenen Muskelzwischenräume scheinen mit den von CLAPARÈDE [1]) angeführten „sillons" identisch zu sein. Er beschreibt dieselben als mehr oder weniger breite Zwischenräume, welche die Längsmuskelschicht in sechs Bänder trennen. Indess hat RATZEL [2]) nachgewiesen, dass bei verschiedenen Oligochaeten die Zahl derselben sich verringert.

Bei Stylodrilus Heringianus beschreibt und zeichnet CLAPARÈDE in diesen Zwischenräumen kleine Körper, die er als „pédicellés et fixés a la parvi du corps" characterisirt. Er hat auch bereits ein Oscilliren derselben in der Leibesflüssigkeit gesehen. RATZEL hält die von CLAPARÈDE als gestielt beschriebene Form dieser Körper, die er als „Markbläschen" bezeichnet, für etwas zufälliges. Von anderen Autoren hat LEYDIG [3]) diese Zwischenräume bei Phreoryctes erwähnt, er vergleicht dieselben mit den Einkerbungen im Muskelsystem der Arthropoden. Auch bei Tubifex sind sie mit den kleinen von CLAPARÈDE bei Stylodrilus beschriebenen Körpern bereits gesehen worden und zwar von NASSE [4]), der sich mit einer kurzen Notiz darüber begnügt.

Dass diese Muskelzwischenräume bei höheren Thieren als Lymphgefässe fungiren, ist eine festgestellte Thatsache. So sagt z. B. E. KLEIN [5]) in seiner Arbeit „Lymphoitic System of Skin and Mucuos Membranes", „Just as is the case with the fat-tissue, so also here, the ultimate lymphatic radicles are lymphspaces between the individual muscle-fibres. Each muscle-fibre of a bandle is surrounded by a lymphspace."

Von sicheren directen Beobachtungen über die Entstehung der lymphoiden Zellen liegt bis jetzt, soweit mir die diesbezügliche Litteratur zugänglich war, nichts vor, nur LEYDIG [6]) erwähnt bei Lumbriculus: „Die Leibeshöhle (Lymphraum) erscheint bei Lumbriculus mit Zellen ausgekleidet, welche mit den in diesem Raume fluctuirenden Lymphkügelchen fast gleiches

---

[1]) CLAPARÈDE, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. 1862. p. 7 und 8.

[2]) RATZEL, Histologische Untersuchungen an niederen Thieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19. 1869. p. 257.

[3]) l. c. p. 262.

[4]) l. c. p. 8.

[5]) E. KLEIN, On the lymphatic system of the skin and mucuos membranes. Quart. Journ. of Microsc. Sc. 1881. p. 406.

[6]) l. c. p. 281.

Aussehen haben, auch meine ich beobachtet zu haben, dass die letzteren hier wirklich durch Sprossung an den auskleidenden Zellen und nachherige Ablösung entstehen.“ Eine etwas dunkle Andeutung über die mögliche Entstehung der lymphoiden Zellen aus den Chloragogenzellen giebt CLAPARÈDE[1]) in seinen histologischen Untersuchungen über den Regenwurm. „Das Chloragogen im weiteren Sinne des Worts zeigt eine unmittelbare Beziehung zu den Blutgefässen, denn wir dürfen nicht vergessen, dass selbst am Darme ein überaus reiches Gefässnetz unter demselben liegt. Ich halte es demnach für wahrscheinlich, dass sich die Chloragogenzellen gewisse Elemente vom Blute aneignen und dieselben in die Periviseralflüssigkeit überführen.“ Etwas bestimmter drückt sich RAY LANKESTER[2]) darüber aus. Nachdem er von der Beziehung zwischen der Menge der lymphoiden Zellen und der Chloragogenzellen gesprochen hat, eine Beziehung, welche ich bei Tubifex durchaus nicht habe auffinden können, gelangt er zu folgender Behauptung: „It seems not at all improbable that this yellow grandular tissue may have but little to do with the secretion of digestive juices, or, at any rate, may have an adolitional and most important connexion with the production of the corpuscles of the perivisceral fluid, and may serve that fluid in organic relation with the liquid of the closed vascular system of the intestine and the contents of the digestive tract.“ LANKESTER stützt sich dabei auf die Beobachtung, dass, wenn wenig lymphoide Zellen vorhanden waren, das Rückengefäss stark mit Chloragogenzellen besetzt war, und dass umgekehrt bei Mangel an Chloragogenzellen sich in der Leibeshöhle eine Menge lymphoider Zellen befanden. Wie schon erwähnt, ist es mir bei Tubifex nicht gelungen, eine derartige Beziehung nachzuweisen, und auch MAC-INTOSH[3]), in seinen Untersuchungen über denselben Wurm, constatirt, dass er nichts gesehen habe, was diese Behauptung LANKESTER's unterstützen könne.

Spätere Autoren, so TIMM[4]) in seinen Untersuchungen über Phreoryctes und NAIS, haben diese gänzlich unbewiesene Behaup-

---

[1]) l. c. p. 615.

[2]) R. LANKESTER, A Contribution to the knowledge of the lower Annelids. Transact. Linn. Soc. London, vol. XXVI. 1870. p. 637.

[3]) M'INTOSH, On some points in the structure of Tubifex. Transact. Roy. Soc. Edinb. v. XXVI. p. 257.

[4]) R. TIMM, Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus Hoffm. und NAIS, Arbeiten aus dem zool.-zootom. Inst. z. Würzburg. 1883. p. 123.

tung LANKESTER's für richtig hingenommen. Die Loslösung der Chloragogenzellen von den Gefässwandungen ist wohl mehrfach beobachtet worden, ich glaube aber in meiner Arbeit nachgewiesen zu haben, dass diese losgelösten Chloragogenzellen eine ganz andere Function besitzen, wie die lymphoiden Zellen, und daher mit diesen nicht mehr zusammengestellt werden dürfen. Ein Punkt verdient dabei noch Erwähnung, dass sich nämlich mitunter auch lymphoide Zellen, die sich an das Rückengefäss bereits angesetzt haben, wieder loslösen, nachdem sie einige der characteristischen braunen Körnchen aufgenommen haben, dass dieses aber nicht mehr functionirende lymphoide Zellen, sondern nur Zwischenstadien zu Chloragogenzellen sind, glaube ich ebenfalls gezeigt zu haben.

Während über die Bildung der lymphoiden Zellen bis jetzt also noch keine sicheren Beobachtungen vorlagen, ist den Chloragogenzellen eine bedeutend grössere Aufmerksamkeit geschenkt worden.

Ganz allgemein hielt man diesen Zellenbelag des Darmes, der eine bräunliche oder grünliche Farbe zeigt, für eine Leber; so z. B. D'UDEKEM [1]) in seiner Naturgeschichte des Tubifex „On doit considérer les deux espèces de glandules dont nous venons de parler comme représentant le foie des animaux supérieurs; il est du moins très-probable, que leur rôle physiologique est de sécréter un liquide servant à la digestion.“ Der Erste, welcher die Function dieser Zellen als Leber bezweifelte, war LEYDIG [2]), der bei Lumbriculus variegatus ihre Zusammengehörigkeit zum Rückengefässe auffindet. Er beschreibt sie als contractile blind endigende Aussackungen des Rückengefässes und fährt dann fort: „in deren Adventitia liegen scharf contourirte Körperchen, und daher sind sie theilweise auch ganz dunkel gefärbt.“ An einer andern Stelle [3]) stellt er die Leber der Hirudineen auf eine Stufe mit dem Fettkörper der Arthropoden. Später [4]) verallgemeinert er seine Beobachtungen und kommt zu dem Schlusse, dass die sog. Leberzellen nicht blos den Darmkanal, sondern auch das Rückengefäss und

1) J. D'UDEKEM, Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. Mém. cour. de l'Ac. de Belgique, I. XXVI. 1855. p. 16.

2) FR. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. p. 436.

3) LEYDIG, Lehrb. der Histologie. p. 366.

4) FR. LEYDIG, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864. Bd. I. p. 33.

über dieses weit hinaus die feineren Gefässe begleiten. Diese Zellen gehören seiner Ansicht nach zum zellig-blasigen Bindegewebe und nehmen nur durch ihre Füllung mit brauner Körnermasse einen besonderen Character an. Von hohem Interesse ist seine Schlussbemerkung: „Damit ist indessen noch keineswegs ausgeschlossen, dass die Zellen physiologisch nicht am Ende doch durch ihre secretorische Thätigkeit die „Leber“ ersetzen. Im Falle die Chemie nachzuweisen im Stande sein wird, dass der braunkörnige Stoff dieser Zellen mit dem Inhalt unbezweifelbarer Leberzellen übereinstimmt, so würde sich vielleicht eine Aussicht eröffnen, gerade ihre innige Beziehung zu den Blutgefässen einigermassen zu begreifen. Vorderhand aber sind sie als Bindesubstanzzellen aufzufassen und ihr Inhalt nicht als Galle, sondern als Pigment.“ LEYDIG scheint hier bereits die Function dieser Zellen, Excretionsstoffe aus dem Rückengefässe aufzunehmen, geahnt zu haben.

Gänzlich unabhängig von LEYDIG ist CLAPARÈDE [1]) zu einem ähnlichen Resultate gekommen. In seinen schönen Untersuchungen über die Oligochaeten constatirt er zunächst, dass die Chloragogenzellen nicht allein dem Darmkanal, sondern auch dem Rückengefäss aufsitzen. (Dies ist übrigens bereits von HOFFMEISTER in seiner Arbeit „de vermibus quibusdam ad genus Lumbricorum pertinentibus“ angegeben worden). Er schliesst daraus auf sehr innige Beziehungen dieser Zellen zum Rückengefäss und endet seine Bemerkungen „il est donc très-improbable, que ces cellules versent de la bile dans la cavité de l'intestin. Il est beaucoup plus vraisemblable, qu'elles déversent leur contenu dans la cavité périviscérale.“ Auch in seinen Untersuchungen über den Regenwurm spricht er sich in ähnlicher Weise aus [2]).

Ein neuer Fortschritt zur näheren Erkenntniss dieser Verhältnisse war das Auffinden eines vom Rückengefässe ausgehenden Darmgefässnetzes, das, wie TIMM [3]) mit Recht bemerkt, für Oligochaeten typisch zu sein scheint. So erwähnt LEYDIG [4]), der auch hier als der erste Beobachter gelten kann, folgendes: „Ich sehe z. B. den Darm von Haemopis sehr reich an Gefässen, und an Chaetogaster habe ich die Art der Verbreitung näher ins Auge

[1]) l. c. p. 11.
[2]) l. c. p. 614.
[3]) TIMM l. c. p. 124.
[4]) LEYDIG, Lehrb. der Histologie, p. 344.

gefasst. Hier gehen vom Rückengefäss zahlreiche Gefässe ab, welche, in der Tunica propria des Nahrungsrohres, den Magen und Darm reifartig umstricken und, indem sie sich durch seitliche Aeste untereinander verbinden, entstehen strickleiterähnliche Maschen. Auf der Bauchseite sammeln sich die Ringgefässe zu einem medianen Längsstamm, der weiter hinten vom Darm weggehend, in das Stammgefäss des Bauches einmündet." Vejdovsky [1]) zeigt das Vorhandensein eines Darmgefässnetzes bei Rhynchelmis limosella. Bei Beschreibung der Dero obtusa erwähnt Perrier [2]) diese Thatsache „les cellules hépatiques semblent parfois disposées en bandes parallèles, ce qui est dû à un système de vaisseaux qu'elles recourcent en partie." Für Ocnerodrilus erwähnt Eisen [3]) derartige Darmgefässe; für unsern Tubifex wird es zuerst von Mac Intosh [4]) beschrieben als ein System von anastomosirenden longitudinalen und circularen Blutgefässen, welche zwischen zwei oder drei in jedem Segment sich um den Darm herumwindenden grösseren Gefässen verlaufen. Ausser diesem vom Rückengefäss stammenden Gefässnetz existirt noch ein vom Bauchgefäss abgehendes, welches Mac Intosh vom siebenten Segment des Wurmes zeichnet. Es mag hier erwähnt werden, dass auch bei Hirudo ähnliche Verhältnisse von Lankester [5]) aufgefunden sind.

Mit der Feststellung der Thatsache, dass diese „Leberzellen" nicht dem Darme, sondern dem Rückengefässe und den den Darm umspinnenden Aesten desselben aufsitzen, konnte natürlich von einer secretorischen Thätigkeit derselben in den Darm keine weitere Rede sein. Aber schon ehe diese Verhältnisse festgestellt waren, finden sich Beobachter, welche die secretorische Bedeutung dieser Zellen für den Darm bezweifeln. Es ist hier zunächst Gruithuisen [6]) zu nennen mit seiner Behauptung, dass der Mastdarm aussen mit Drüschen besetzt sei, welche das bildeten, was bei höheren Thieren die Chylusdrüsen seien, indem auch diese

---

1) Vejdowsky, Anatomische Studien an Rynchelmis limosella. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 27. 1876. p. 342.

2) Perrier, Histoire naturelle du Dero obtusa. Arch. de zool. exp. et genérale. I. I. 1872. p. 75.

3) G. Eisen, On the anatomy of Ocnerodrilus. Upsala 1878. p. 6.

4) M'Intosh, On some points in the structure of Tubifex. l. c. p. 263.

5) R. Lankester, On the connective and vasifactive tissues of the Medicinal Leech. Quart. Journ. of Micr. Sc. XXI. 1881. p. 307.

6) l. c. p. 413.

den Chylus unmittelbar in den Raum zwischen der muskulösen Haut und dem Darmkanale ergössen. Auch BUCHHOLZ [1]) hält sie für Drüsen, welche bei der Aufnahme und Verarbeitung der in dem Darmkanal befindlichen Substanzen eine wesentliche Rolle spielen, und begründet diese Ansicht mit dem Hinweis darauf, dass alle Substanzen erst durch diese Zellschicht hindurchgehen müssen, ehe sie in die Leibesflüssigkeit gelangen können. Den braunen Inhalt der Chloragogenzellen hält BUCHHOLZ für eine Modification des durch den Darm aufgenommenen Chlorophylls.

Während diese Forscher nun die secretorische Bedeutung dieser Chloragogenzellen für den Darm läugnen, andererseits ihnen aber eine solche für die Leibesflüssigkeit zuschreiben, ist in neueren Arbeiten die Ansicht aufgestellt worden, diese „Leberzellen“ möchten vielleicht eine excretorische Bedeutung besitzen. Vor allem sind hier die Untersuchungen TIMMS [2]) an Phreoryctes und NAIS zu erwähnen. TIMM hat bemerkt, dass bei beiden Würmern Chloragogenzellen losgelöst und in der Leibesflüssigkeit herumgeschwemmt werden, und beruft sich dabei auf eine mir leider nicht zugänglich gewesene Arbeit von TAUBER [3]), der das Loslösen der Chloragogenzellen ebenfalls gesehen hat. Eine andere Beobachtung TIMMS, dass in den Segmentalorganen von Phreoryctes ein ähnlicher braunkörniger Inhalt auftrat, wie ihn die Chloragogenzellen besitzen, führte ihn zu der Vermuthung, dass der Inhalt der Chloragogenzellen durch die Segmentalorgane nach Aussen befördert werde. Dies stimmt mit den von mir gemachten und in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen vollständig überein.

Es ist natürlich, dass bei einer so unvollkommenen Kenntniss dieser Verhältnisse auch die Beziehungen der beiden Circulationssysteme, des Blutgefässsystemes und der Leibesflüssigkeit, wie deren Funktionen, bis jetzt nicht sicher erkannt sind.

So repräsentirt nach QUATREFAGES [4]) die Leibesflüssigkeit „le sangveineux, la lymphe et le chyle, mêlés à la sérosité de la

---

[1]) BUCHHOLZ, Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus, nebst Angabe der um Königsberg vorkommenden Arten derselben. Schriften der phys.-ök. Ges. z. Königsberg. 1862. p. 16.

[2]) l. c. p. 122 u. 123.

[3]) TAUBER, Untersögelser over Naidernes kjönslöse Formering. Naturhistorik Tidsskrift. 3 R. 9 Bd. 1874. p. 11.

[4]) QUATREFAGES, Mémoire sur la cavité générale du corps des Invertebrés. Ann. d. scienc. nat. I. XIV. p. 314.

couche péritonéale.“ WILLIAMS[1]) constatirt zunächst, dass diese zwei den Thierkörper aufbauenden Organsysteme in constantem und directem Verhältnis stehen. Das Blutgefässsystem existirt nach ihm nicht im Beginn der Thierreihe, es entsteht erst aus der Leibesflüssigkeit, dessen höchste Entwickelungsstufe es darstellt. Er führt in seiner Arbeit einen höchst interessanten Ausspruch von AGASSIZ[2]) an, welcher behauptet, dass das Blut der Anneliden einfacher gefärbter Chylus ist. Die Behälter dieses Chylus sind an verschiedenen Stellen des Körpers wahre Lymphherzen. Aehnliche Ansichten vertritt PERRIER[3]); „Si l' on remarque que la paroi interne de l'intestin est couverte de cils vibratiles qui déterminent, outre la marche du bol alimentaire, un courant d'eau constant; si l'on se rappele en outre la richesse vasculaire de ces parvis intestinales, on ne peut s'empêcher de se demander si le tube digestife ne jone pas un rôle important dans la respiration. Le réseau que nous avons décrit pourrait encore être considéré comme remplaçant jusqu'à un certain point les chylifères des animaux supérieurs et, par conséquent, il serait simplement alors un appareil d'absorption“.

Dieser Ansicht, dass es also das Blutgefässsystem selbst ist, welches den Chylus aus dem Darmrohre aufnimmt, und nicht die Leibesflüssigkeit diese Funktion zu erfüllen hat, muss ich mich meinen Beobachtungen zu Folge anschliessen; eine weitere Ausführung derselben würde indessen den Rahmen dieser Arbeit überschreiten.

Nach diesem Ueberblick über das in der Litteratur vorhandene Material glaube ich behaupten zu können, dass die von mir bei Tubifex aufgefundenen Verhältnisse sich im Wesentlichen bei andern Anneliden und speciell Oligochaeten wiederholen. Einer ferneren Arbeit soll es indessen vorbehalten sein, diese speciellen Verhältnisse des Nähern zu verfolgen.

---

1) WILLIAMS, l. c. p. 596.
2) SILLIMANS Amerikan Journal for July 1850.
3) PERRIER, Hist. nat. du Dero obtusa l. c. p. 78.

Anhang.

Eine Bestätigung der am Tubifex gemachten Beobachtungen fand sich bei der näheren Untersuchung zweier anderen Oligochaeten, und zwar bei Limnodrilus Udekemianus Clap. und dem Lumbricus terrestris. Während der letztere, seiner Undurchsichtigkeit wegen nur das Studium der Leibesflüssigkeit gestattete, bin ich im Stande, die bei Tubifex Bonneti beobachteten Erscheinungen Punkt für Punkt bei dem sehr ähnlichen Limnodrilus bestätigen zu können. Was zunächst die lymphoiden Zellen an sich betrifft, so liessen sich an einer Reihe von Präparaten dieselben Bewegungserscheinungen, dieselben Theilungsvorgänge nachweisen, nur tritt hier neben der Zwei- und Viertheilung des Kernes mitunter ein drei-, fünf- und sechstheiliges Stadium auf. Ebenso verhält es sich mit dem zweiten Theile der Arbeit. Alle beim Tubifex geschilderten Vorgänge wiederholen sich auf das Genaueste beim Limnodrilus, so dass ein näheres Eingehen auf dieselben unnöthig erscheint. Die lymphoiden Zellen vom Lumbricus sind etwas grösser, zeigen aber dieselben Erscheinungen, und lassen ausser einem Zweitheilungsstadium des Kernes, ebenfalls die Viertheilung, seltener auch drei, fünf und sechstheilige Stadien erkennen.

Litteraturnachweis.

Ob. Buchholz, Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus, nebst Angabe der um Königsberg vork. Arten derselben. Schriften der phys.-ök. Gesellsch. in Königsberg 1862.

E. Claparède, Recherches anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalines et Gregarines observés dans les Hébrides. 1861.

— — Recherches anatomiques sur les Oligochètes. 1862.

— — Glanures zootomiques parmi les Annélides. 1864.

— — Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. 1868.

— — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 19. 1869.

G. Eisen, On the Anatomy of Ocnerodrilus. Upsala 1878.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.

P. Gruithuisen, Ueber die Nais diaphana und Nais diastropha mit dem Nerven- und Blutsystem derselben. Nova Acta. A. C. L. C. Tom. XIV. 1828.

W. C. M'Intosh, On some points in the structure of Tubifex. Transact. Roy. Soc. of Edinb. vol. XXVI. 1871.

— — On the circulatory system of Magelona. Journ. of Anat. and Physiol. vol. XIII.

Wh. Jones, The blood-corpuscle considered in its different phases of development in the animal series. Phil. Transact. Roy. Soc. of London. vol. 136. 1846.

E. Klein, On the lymphatic system of the skin and mucuos membranes. Quarterly Journal of microsc. Sc. 1881.

Ray Lankester, A contribution to the know-ledge of the lower Annelids. Transact. Linn. Soc. London. vol. XXVI. 1870.

— — On the connective and vasifactive tissues of the Medicinal Leech. Quart. Journ. of micr. Sc. vol. XX. 1880.

Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.

— — Vom Bau des thierischen Körpers. Handb. d. vergl. Anatomie. 1864.

— — Ueber Phreoryctes Menkeanus Hofm. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Archiv f. microsc. Anat. Bd. I. 1865.

D. Nasse, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Diss. Bonn 1882.

E. Perrier, Histoire naturelle du Dero obtusa. Arch. de zool. exp. et générale. Tome I. 1872.

A. de Quatrefages, Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annéles. Ann. des Scienc. nat. Trois. Série I. XIV. 1850.

L. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie (1872), übersetzt von Nicati und Wyss. 1877.

Fr. Ratzel, Histologische Untersuchungen an niederen Thieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX. 1869.

R. Timm, Beobachtungen an Phreoryct. Menkeanus Hoffm. und Nais, Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna Unterfrankens. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Instit. z. Würzburg. 1883.

J. d'Udekem, Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. Mém. couronnés et mém. des sav. étr. de l'Acad. Roy. de Belgique. Tome XXVI. 1854.

Th. Williams, On the blood-proper and chylaqueais fluid of Invertebrate Animals. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1852.

Vejdowsky, Anatomische Studien an Rhynchelmis limosella Hoffm. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 27. 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Gll m Pl. XI

Tafel XI

Fig. 1. *a—g* Theilungsvorgänge einer lymphoiden Zelle.

Fig. 2. *a—d* Viertheilung des Kerns bei Zweitheilung der Zelle.

Fig. 3. *a—d* Die vier Haupttypen der Kernviertheilung.

Fig. 4. *a* ungekörnte lymphoide Zelle,
b gekörnte lymphoide Zelle,
c u. *d* zwei Zellkerne solcher Zellen.

Fig. 5. *a, b, c* drei Stadien der Ablösung der bindegewebigen Zelle *α*, welche zu einer lymphoiden Zelle wird,
bg das Bauchgefäss.

Fig. 6. *a, b, c, d* vier Ablösungsstadien einer solchen Zelle, in *d* vollständige Trennung.

Fig. 7. *a* ein Theil der Leibeswand im Profil mit eingedrungenen lymphoiden Zellen,
b—f das Austreten einer solchen Zelle aus der Muskelschicht.

Fig. 8. *a* ein Lymphspaltraum im Profil,
c Cuticula,
e Epidermiszellen,
m Muskelschicht,
g feines Blutgefäss,
lz diesem aufsitzende Zellen, die zu lymphoiden Zellen werden,
b ein Lymphspaltraum mit fluctuirenden amöboiden Zellen,
c ein solcher Lymphspaltraum im Tangentialschnitt mit Kernfärbung,
lz noch nicht ausgebildete lymphoide Zellen mit grossem Kern,
lz[1] in einen Muskelzwischenraum eingedrungene lymphoide Zelle.

Tafel XI.

Fig. 9. Das fünfzehnte Segment des Wurmes.
- *c* Cuticula,
- *e* Epidermis,
- *m* Muskelschicht,
- *lspr* Lymphspaltraum,
- *ga* Gefässast,
- *rg* Rückengefäss,
- *d* Darm,
- *chl* Chloragogenzellen,
- *bgz* bindegewebige Zellen,
- *bg* Bauchgefäss,
- *sgo* Segmentalorgan.

Fig. 10. Querschnitt durch den Wurm.
- *c* Cuticula,
- *e* Epidermis,
- *qm* Quermuskelschicht,
- *lm* Längsmuskelschicht,
- *lz* lymphoide Zellen,
- *rg* Rückengefäss,
- *chl* Chloragogenzellen,
- *gsch* Gefässschicht des Darmes,
- *dw* Darmwand,
- *bg* Bauchgefäss und Bauchgefässanastomosen.

Fig. 11. Ein Theil des Rückengefässes
- *a* mit lymphoiden Zellen, welche im Begriffe sind, sich anzusetzen,
- *b* mit festsitzenden lymphoiden Zellen, die durch Aufnahme der braunen Körnchen zu Chloragogenzellen werden.

Fig. 12. *a* Abgelöste Chloragogenzelle, welche bereits den schwärzlichen Detritus enthält,
- *b* abgelöste Chloragogenzelle, deren Protoplasma verschwunden ist, so dass nur ein traubiges Aggregat von braunen Körnchen übrig bleibt.

II. Theil.

Die lymphoiden Zellen der Polychaeten.

Mein jetziger Aufenthalt an der zoologischen Station zu Neapel hat mich in den Stand gesetzt, die bei den Oligochaeten aufgefundenen Verhältnisse auch bei Polychaeten des Näheren festzustellen.

Die Methoden der Untersuchung sind im Wesentlichen die gleichen geblieben. Von Färbungsmitteln erwies sich das Mayersche Carmin, eine Abänderung des Grenacherschen, nicht nur für die Kernfärbung der lymphoiden Zellen, sondern auch für Schnitte durch den Wurmkörper als ganz vorzüglich.

Eine streng systematische Durchführung der Untersuchung nach den verschiedenen Familien konnte schon aus dem Grunde nicht erreicht werden, weil viele Arten zur Zeit meiner Arbeit sich in geschlechtsreifen Stadien befanden, wodurch ein fast gänzlicher Mangel an lymphoiden Zellen bedingt wird. Es ist deshalb das Material bearbeitet worden, wie es sich mir gerade darbot, und zwar habe ich die lymphoiden Zellen von folgenden Arten untersucht. Von den Terebellen: Terebella Meckelii Clap. und Polymnia nesidensis; von den Aphroditeen: Hermione hystrix Clap. und eine Sthenelais; von den Lycorideen: Nereis cultrifera Clap. Nereis peritonealis und andere Stadien von Nereis Dumerilii Aud. et Edw.; von Ericgraphiden Myxicola infundibulum Grube; von Aricieen Aricia foetida Clap.

Was zunächst die Gestalt und Grösse der lymphoiden Zellen der angeführten Formen betrifft, so ist dieselbe im Wesentlichen die gleiche, bei allen finden sich die bei Oligochaeten beschriebenen 2 Formen vor, grössere gekörnte und kleinere mit homogenerem Protoplasma. Die gewöhnlich kugelförmige Gestalt der letzteren Form, wandelt sich bei den Terebellen wie bei Nereis Dumerilii in eine spindelförmige um, während sie bei Nereis peritonealis

mehr scheibenförmig wird. Ueber die Art der amöboiden Bewegung, die sich bei allen vorfindet, liegt eine directe Beobachtung bei Aricia foetida vor, die unzweifelhaft das Vorhandensein eines leichtflüssigen agilen Exoplasmas und eines passiv fortbewegten Entoplasmas constatirt. Das Exoplasma, welches das Entoplasma vollständig einhüllt, bildet an irgend einer Stelle einen lappigen Fortsatz, in welchen dann das Entoplasma passiv nachgezogen wird; diese Beobachtung liess sich an den lymphoiden Zellen von Aricia foetida deshalb ohne grosse Schwierigkeit machen, weil das feingekörnte Entoplasma sich ziemlich deutlich vom hyalinen Exoplasma unterscheidet. Gestaltveränderung und Fortbewegung fällt also auch hier zusammen.

Die Theilung der lymphoiden Zellen erfolgt in derselben Weise wie bei den Oligochaeten. Zunächst unterscheidet man einen vorausgerückten mehr hyalinen Theil, also einen lappigen Fortsatz des Exoplasmas, von einem mehr gekörnten. Jetzt theilt sich der Kern durch Abschnürung in zwei, jeder umhüllt von körnigem Entoplasma. Der eine von beiden wandert nun in den Fortsatz hinein, die Zelle zieht sich in die Länge, es erfolgt eine Verjüngung der mittleren Partie, endlich reisst diese und die Zelle ist getheilt.

Um die Theilungsvorgänge des Kernes genauer studiren zu können, wurden wie bei Oligochaeten eine Reihe von gefärbten Präparaten hergestellt, indem die lymphoiden Zellen, nachdem sie etwas erwärmt waren (bis 35° Cels.), um die Theilungsfähigkeit zu steigern, mit dem von Ranvier empfohlenen Alkohol oder der schon erwähnten Mischung von Ueberosmium-Essig- und Chromsäure getödtet wurden, um dann meist mit dem oben erwähnten Mayerschen Carmin gefärbt zu werden. Das Ausziehen der überschüssigen Farbe mit angesäuertem 90 % Alkohol geschieht am besten unter dem Microscop, um die Färbungsintensität der Kerne zu reguliren. Bei gelungenen Präparaten sieht man zunächst, dass wie bei Oligochaeten, so auch hier die Kerntheilung eine directe ist, nirgends findet sich auch nur eine Andeutung karyokinetischer Figuren. Ausser dieser einfachen Kerntheilung durch Abschnürung lässt sich auch noch jene andere Art constatiren, welche die bei Oligochaeten beschriebene „beschleunigte Zelltheilung“ bedingt. Wir sehen nämlich auch mehrkernige Stadien, meist vierkernige (Fig 1 *a* und *b*), die aus wiederholter Zweitheilung des Kerns entstehen. Dreikernige Stadien entstehen, wenn nur eine Kern-

hälfte sich wieder theilt (Fig. 1 c), ausserdem lassen sich, wenn auch seltener, fünfkernige Zellen beobachten (Fig. 1 d).

Das Resultat dieses Theils meiner Arbeit ist also eine vollständige Bestätigung der bei Oligochaeten gefundenen Thatsachen.

Was nun den zweiten Theil meiner Aufgabe, zunächst also die Frage nach dem Ursprung der lymphoiden Zellen betrifft, so war die Lösung derselben mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, da es sich wie bei Oligochaeten darum handelte, ein Object zu erhalten, welches vermöge seiner Durchsichtigkeit einen genaueren Einblick in seinen Organismus gestattet. Endlich fand ich ein solches in einer Nereide, die in den letzten Windungen von Paguriden bewohnter Gasteropodenschalen lebt. Eine genauere Bestimmung dieser Form ergab die grösste Aehnlichkeit mit einem von CLAPARÈDE beschriebenen Stadium von Nereis Dumerilii. Zunächst will ich einige allgemeine Bemerkungen über den Bau dieses Thieres voraufschicken. Die Grösse ist sehr verschieden, sie schwankt von einem halben bis zu 9 Centimetern. Die kleinsten Individuen besitzen noch keine entwickelten Geschlechtsproducte und sind daher zur Untersuchung am besten geeignet. Ueber die Vertheilung der Geschlechter lässt sich im Allgemeinen sagen, dass die kleineren Thiere männlichen, die grösseren weiblichen Geschlechts sind. Das Blutgefässsystem ist das typische. Das vom hinteren Theil des Körpers kommende Blut des Rückengefässes strömt durch Seitenäste, deren sich in jedem Segmente einer findet, in die als Kiemen fungirenden Ruder hinein, wo es regenerirt wird, und als solches durch ein anderes Gefäss zum Bauchgefässstamm geleitet wird. Dieses Gefäss nun, welches das regenerirte Blut wieder zurückführt, führt an dem Dissepiment entlang, wo es einen Ast zum Segmentalorgane absendet. Mit diesem Gefässast werden wir uns näher zu beschäftigen haben. Sehen wir uns unter dem Microscop ein junges Individuum an, das durch Wachsfüsschen vor dem Drucke des Deckglases geschützt ist, so können wir mitunter zu beiden Seiten des Körpers in jedem Segmente einen kleinen Zellenhaufen beobachten; bei starker Vergrösserung erscheint dieser Zellenhaufen an seiner Peripherie, bestehend aus lymphoiden Zellen der angegebenen spindelförmigen Gestalt, während der mittlere Theil von weniger differenzirten mehr rundlichen, oder etwas gezackten Zellen gebildet wird. Dieser Zellcomplex sitzt, wie man sich sowohl durch starke Vergrösserung wie durch Schnittserien überzeugen kann, an dem erwähnten zum

Segmentalorgane führenden Gefässe und zwar gerade da, wo dasselbe in den grösseren zum Bauchgefässstamme führenden Ast einmündet. Mehrstündige Beobachtungen am lebenden Thier zeigten mir auf das Unzweifelhafteste, dass die peripherischen Zellen sich loslösen und als fertige lymphoide Zellen in der Leibesflüssigkeit umherschwimmen, so dass also das Organ, welchem die lymphoiden Zellen ihren Ursprung verdanken, gefunden ist. (Fig. 2).

Es kam mir nun darauf an, diese bei Nereis Dumerilii constatirten Verhältnisse auch bei andern Polychaeten nachzuweisen. Zunächst gelang mir dies bei Polymnia nebulosa, von der ich der Güte des Herrn Dr. EDUARD MEYER sehr schöne Präparate verdanke. Hier fand sich genau dasselbe Bild. Die Zellenhaufen sitzen ganz regelmässig und leicht zu sehen an dem Blutgefässe der Segmentalorgane und finden sich selbst in den hinteren Segmenten noch da, wo letztere bereits fehlen. Dieselben Beobachtungen machte ich dann bei Polymnia nesidensis und bei der von CLAPARÈDE angeführten Nereis peritonealis. Bei letzterer gelang es mir, den Vorgang der Bildung der lymphoiden Zellen genauer zu erforschen. Während bei allen vorher beobachteten Zellbildungen die lymphoiden Zellen gleich von Anfang an ihre natürliche Grösse besassen und nnr noch in der Gestalt sich differenzirten, ähnelte in diesem Falle die Bildung der lymphoiden Zellen mehr der bei Oligochaeten beschriebenen, indem von grossen Mutterzellen sich kleinere loslösten. Bei Beginn der Beobachtung sah ich einen traubigen Komplex von Zellen das Gefäss des Segmentalorganes, zum Theil auch das von dem Ruder kommende grössere Kiemengefäss umgeben (siehe Fig. 3). Eine dieser Zellen zeigte eine kugelförmige Hervorsprossung, (siehe Fig. 3 *a*), die ich bei starker Vergrösserung näher beobachtete. Bald sah ich, wie diese Kugel sich etwas einschnürte und endlich in zwei theilte, während das Ganze zugleich sich von der grossen Zelle abtrennte; endlich schwammen beide neugebildeten Zellen davon, um, wie die übrigen lymphoiden Zellen, eine etwas abgeplattete Form anzunehmen und in der Leibesflüssigkeit zu fluctuiren. Während diese Ablösung vor sich ging, bereitete sich schon eine neue vor, indem am Rande der Zelle zwei Punkte sichtbar wurden, die sich schnell vergrösserten; zugleich zeigte sich der ziemlich grosse Zellkern, der vorher kaum zu sehen war, viel deutlicher. Um die beiden Punkte sammelte sich stärker granulirtes Protoplasma, das sich mehr und mehr von dem übrigen Theile der grossen Zelle abhob (Fig. 3 *d* und *e*), hierauf traten die beiden neugebildeten Zellen

aus dem Umfang der Mutterzelle heraus (*f*) und lösten sich endlich von ihr ab (*g*, *h*, *i*). Der ganze Vorgang dauerte etwas weniger als drei Stunden. Der Zellkern schien sich währenddessen zu einer dritten Theilung vorzubereiten, wenigstens sah man, wie er anfing sich einzuschnüren (*f*, *g*, *h*, *i*), die Beobachtung konnte indessen mit Sicherheit nicht fortgeführt werden, da der Wurm anfing matt zu werden. Von irgend einer karyokinetischen Figur während der Kerntheilung war nichts zu sehen, auch bei Kernfärbungen war nie etwas davon wahrzunehmen, es weisen vielmehr sämmtliche beobachteten Momente auf eine directe Kerntheilung durch Abschnürung hin. — Ausser diesen in lebenden Thieren gesehenen Zellenhaufen vermochte ich dieselben noch in derselben Lage zu erkennen an Schnittserien von Aricia foetida, Hesione sicula, Terebella Meckelii, Staurocephalus rubrovittatus. (Sämmtliche Namen nach Claparède).

Was wir also über den Ursprung der lymphoiden Zellen constatiren können ist folgendes: Die lymphoiden Zellen der Polychaeten stammen von Mutterzellen ab, welche die zu den Segmentalorganen gehenden Blutgefässe umgeben. Dasselbe ist, wie dargethan, auch bei den Oligochaeten der Fall. Diese Blutgefässe sind ferner mit frischem regenerirtem Blute gefüllt; das constante Vorkommen der betreffenden Zellen an diesen Punkten ist also, kaum anders wie bei Oligochaeten, dahin zu erklären, dass vom Blutgefässe Stoffe an die lymphoiden Zellen abgegeben werden, die von denselben im Körper weiter transportirt werden. Dafür spricht auch das häufige Vorkommen der lymphoiden Zellen in den Muskelzwischenräumen.

Den weiteren Lebenslauf der lymphoiden Zellen zu erforschen, wie mir dies bei den Oligochaeten gelungen war, schien mir schon aus dem Grunde nicht zu gelingen, weil ich die für Oligochaeten characteristischen Chloragogenzellen bei Polychaeten lange Zeit nicht wiederfand. Erst bei der Untersuchung junger Stadien von Nereis Dumerilii sah ich Zellen, welche mich an die Chloragogenzellen der Oligochaeten erinnerten. Das Rückengefäss und die davon in die einzelnen Segmente gehenden Aeste waren nämlich bedeckt mit Zellen, die einen braunkörnigen Inhalt führen, und zwar liess sich dieser Zellenbelag bis in die vorderen Segmente hin verfolgen (Fig. 4). Die Aehnlichkeit dieser braunen Körner mit denen der Chloragogenzellen der Oligochaeten war unverkennbar. Herr Dr. Johannes Frenzel, der zu gleicher Zeit mit

mir an der zoologischen Station zu Neapel mit Untersuchung der Mitteldarmdrüse der Mollusken beschäftigt war, hatte die grosse Freundlichkeit, den Inhalt der Zellen einer eingehenderen microchemischen Untersuchung zu unterziehen. Er kommt dabei zu folgenden Resultaten: „Die Zellen enthalten braune Körper, welche mit denjenigen in den von Barfurth als „Leberzellen“ bezeichneten Zellen der Mitteldarmdrüse sowohl im Bau, wie auch im microchemischen Verhalten eine grosse Uebereinstimmung aufweisen. Sie sind entweder mässig stark braungefärbte Kugeln, welche mehrere (circa 3—6) stark lichtbrechende und meist intensiv braun gefärbte kugelige Granula enthalten, oder sie sind kleiner, ebenso gefärbt ohne diese Granula und nur mit einigen punktförmigen Einschlüssen versehen. Wahrscheinlich findet von den letzteren zur ersteren ein Uebergang statt, gerade wie es bei den Mollusken nach meinen demnächst zu veröffentlichenden Untersuchungen der Fall ist. Sämmtliche angewandten Reagentien riefen an diesen Kugeln resp. den Granulis ganz ähnliche Erscheinungen hervor, wie an den entsprechenden Gebilden der Mollusken.

1) Bei Anwendung von concentrirter Schwefelsäure, welche unter dem Deckglase seitlich einfloss, wurde die braune Farbe in eine schmutziggrüne verwandelt, welche allmälig verschwand, worauf eine langsame Lösung der Körper stattfand.

2) Essigsäure wirkt nur langsam, es findet kaum eine Grünfärbung, sondern nur eine allmälige Verblassung statt.

3) Ammoniak bewirkt zunächst keine Veränderung, bei längerer Einwirkung verblassen jedoch Körper wie Granula ein wenig, ohne sich zu lösen.

4) Kalilauge verhält sich den Granulis gegenüber wie Ammoniak.

5) Ueberosmiumsäure ruft keine Bräunung der Körper oder Granula hervor (also kein Fett).

Am meisten characteristisch ist die Grünfärbung durch Säuren, sowie die Widerstandsfähigkeit gegen Alkalien.“

Herrn Dr. Frenzel sage ich für diese Mittheilungen meinen besten Dank.

Es ist nach diesen Untersuchungen kaum etwas anderes anzunehmen, als dass diese Körner Excretstoffe sind, wobei allerdings nicht ausgeschlossen ist, dass sie vielleicht noch eine andere Bedeutung besitzen. Ferner ersieht man, dass diese braunen Körner, wenn nicht dieselben, so doch ganz ähnliche sind, wie sie in den Chloragogenzellen der Oligochaeten vorkommen; die Lage ist bei

beiden dieselbe, nämlich das Rückengefäss und seine Verzweigungen, und es ist daher erlaubt, auch diese Zellen der Polychaeten „Chloragogenzellen“ zu nennen. Ihr Vorkommen scheint indessen ein viel beschränkteres zu sein, wie bei Oligochaeten. Nur in den jüngeren Stadien, während der Bildung der lymphoiden Zellen lassen sie sich nachweisen; sobald die die ganze Leibeshöhle ausfüllenden Geschlechtsproducte erscheinen, nehmen mit den lymphoiden Zellen auch die Chloragogenzellen ab, während dieses bei Oligochaeten nur bei den ersteren der Fall ist.

Die Production von Geschlechtsstoffen scheint daher bei Polychaeten an die ernährende Blutflüssigkeit grössere Anforderungen zu stellen als bei Oligochaeten, indem die secretorischen Functionen des Blutgefässsystemes nicht sowohl für die lymphoiden Zellen als auch für die Chloragogenzellen aufhören und nur zur Bildung der Geschlechtsstoffe in Anspruch genommen werden.

Wie schon Claparède [1]) festgestellt und wie Cosmovici [2]) es des weiteren ausgeführt hatte, entstehen auch die Geschlechtsproducte an Blutgefässen, und zwar fand ich bei jungen Thieren die Mutterzellen stets an den von den Kiemen führenden Gefässästen, die zum Bauchgefässstamm führen. Geschlechtsproducte und lymphoide Zellen haben also einen Ursprung; vielleicht, dass sich später noch innigere Beziehungen zwischen beiden ergeben werden.

Während sich nun bei Oligochaeten ein vollständiger Uebergang von lymphoiden Zellen in Chloragogenzellen beobachten liess, indem nicht nur ein Ankleben der ersteren an das Rückengefäss, sondern auch eine allmälige Aufnahme der braunen Körnchen constatirt wurde, ist mir dies bei Polychaeten nicht in demselben Masse gelungen, woran zum Theil die Seltenheit des geeigneten Materials Schuld sein mag. Ein Stadium scheint indessen darauf hinzuführen. An einem besonders günstigen Object vermochte ich nämlich das Ankleben von lymphoiden Zellen an das Rückengefäss sehr deutlich zu beobachten; letzteres erschien ganz mit spindelförmigen Zellen besetzt, während die Chloragogenzellen noch fehlten, und es ist daher wahrscheinlich, dass sich eine Umwandlung der ersteren in die letzteren vollzieht (siehe Fig. 5).

---

[1]) Claparède. „Les Annèlides chétopodes du Golfe de Naples“.

[2]) L. C. Cosmovici. „Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes“ in Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome VIII. 1879—1880.

Was wir bis jetzt zur Naturgeschichte der lymphoiden Zellen der Polychaeten gewonnen haben, ist folgendes: Die lymphoiden Zellen der Polychaeten verhalten sich in allen wesentlichen Punkten ebenso wie die der Oligochaeten. In beiden Fällen sitzen die Mutterzellen an den mit frischem Blute gefüllten Gefässen der Segmentalorgane. Sie lösen sich von denselben los, werden zu lymphoiden Zellen, indem sie ihre Functionen als Träger von Nahrungsstoffen erfüllen und werden dann wahrscheinlich, wie bei Oligochaeten, zu Trägern der Excretionsstoffe, indem sie sich als Chloragogenzellen an das Rückengefäss und dessen Verzweigungen ansetzen.

Abgeschlossen im Juli 1884 in der zool. Station zu Neapel.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Kerntheilungsstadien von lymphoiden Zellen, sämmtlich von Sthenelais.

Fig. 2. Schematisches Bild von zwei Segmenten der Nereis Dumerilii.
b Bauchgefäss,
r Rückengefäss,
bz Bauchgefässast,
rz Rückengefässast,
sz Segmentalorgangefäss,
d Dissepiment,
mlz Mutterzellen der lymphoiden Zellen,
so Segmentalorgane.

Fig. 3. Ein Zellenhaufen an dem Gefäss, welches zu dem Segmentalorgane führt, von Nereis peritonealis Clap.
bz Bauchgefässast,
sz Segmentalorgangefäss,
mlz Mutterzellen der lymphoiden Zellen,
a—i Während circa 3 Stunden beobachtete Ablösung von lymphoiden Zellen in einzelnen Stadien.

Fig. 4. Eine Segmenthälfte von Nereis Dumerilii,
r Rückengefäss,
chlz Chloragogenzellen,
rz Rückengefässast,
sz Segmentalorgangefäss,
d Dissepiment,
bz Bauchgefässast,
vbz Verzweigung desselben in dem Ruder,
vrz Verzweigungen des Rückengefässastes in dem Ruder.
mlz Mutterzellen der lymphoiden Zellen.

Fig. 5. Ein Theil des Rückengefässes von Nereis Dumerilii, besetzt mit lymphoiden Zellen.

Ceylons Echinodermen.

Von

Dr. Alfred Walter,

Assistenten am zool. Instit. zu Jena.

Durchmustern wir die gesammte systematische Echinodermen-literatur, namentlich die in den letzten Decennien entstandenen registrirenden Cataloge der grössesten zoologischen Sammlungen, des britisch Museum (von Gray), des Mus. of comparat. Zool. etc., (Agassiz und Lymann), des Jardin de Plantes zu Paris (Edm. Perrier) etc., so muss uns bald auffallen, dass für eine ungemein grosse Zahl von Echinoderm-Arten unter der dem Aufenthalte resp. Fundorte zugewiesenen Rubrik sich einerseits die Inseln des austral-malayischen Archipels angegeben finden, andererseits Zanzibar, Mozambique und das rothe Meer, wohingegen Punkte aus den weiten zwischen jenen beiden Regionen gelegenen Gewässern, dem eigentlichen indischen Ocean, kaum eine Rolle spielen, Vorderindiens Küste nur äusserst selten, namentlich aber Ceylon bis 1882 kaum überhaupt citirt wird. Einen Beitrag zu der von Prof. F. J. Bell 1882 begonnenen Füllung dieser Lücke sollen die nachfolgenden Zeilen zu liefern suchen. Das Material dazu stellte eine Collection theils getrockneter, theils in Alkohol conservirter Echinodermen, die mein hochverehrter Lehrer Prof. Dr. E. Haeckel im Winter $\frac{81}{82}$ an Ceylons Küsten zusammengebracht. — Indem Prof. Haeckel die Bestimmung derselben mir übergab, hat er mich zu neuem Danke verpflichtet, den ich meinem verehrten Lehrer ohnehin in weitgehendstem Masse schulde. Dank zu sagen habe ich hier auch noch Prof. Dr. E. v. Martens in Berlin, der mit grösster Liebenswürdigkeit mir einige Fragen beantwortet, selbst einige Asteriden mit Exemplaren des berliner Museums verglichen hat.

Da die grosse Variabilität in den feineren Artkennzeichen ein genaues Bestimmen vieler Echinodermen äusserst schwierig macht, wofern uns nicht mehrere Beschreibungen derselben von verschiedenen Oertlichkeiten vorliegen, so glaube ich auch bei den nachfolgenden Arten, obzwar sich keine neue darunter findet, doch einige Nota über geringfügige Punkte beifügen zu dürfen, die ich in der vorhandenen Literatur nicht genau ausgeführt finde, die vielleicht zum Theil der Lokalität Eigenheit sind.

Zudem betone ich bei einigen Arten kurz die hauptsächlichlichsten in den besten Beschreibungen schon hervorgehobenen Merkmale, um dadurch meine Bestimmung zu belegen und eine Controlle möglich zu machen.

Im folgenden will ich nun zuvörderst die von Prof. Haeckel um Ceylon gesammelten Echinodermen vorführen. Darauf soll eine Angabe aller auf ceylonische Echinodermenfunde sich beziehenden Stellen der Literatur folgen und mit Berücksichtigung dieser endlich eine Zusammenstellung aller bisher von jener Insel bekannt gewordenen Arten.

I. Asterida.

1) Linkia sp.

Eine schöne Linkia, die durch 5 Spiritusexemplare und ein getrocknetes vertreten ist, vermag ich der Species nach nicht sicher zu bestimmen und ist leider auch das liebenswürdige Bemühen Prof. E. v. Martens', in der reichen berliner Sammlung ein übereinstimmendes Stück zu finden, vergeblich gewesen. Am meisten soll nach Prof. E. v. Martens' Angabe ihm Linkia tuberculata gleichen, aber durch einzelne vorragende Höcker unterschieden sein. In der That stimmt auch die Beschreibung in Müller und Troschel's Syst. d. Asteriden bis auf die Angabe der Höcker und nur 3er Reihen von Furchenpapillen, die bei unsrer Art jedenfalls zahlreicher sind. Ich will demnach zunächst auf die Speciesangabe verzichten, aber statt dessen eine genaue Beschreibung der äusseren Verhältnisse liefern. — Die Ausmasse der Alkoholexemplare ergaben: Nr. 1. Länge eines Armes 80½ mm. Scheibendurchmesser 26 mm. No. 2 und 3. Armlänge 73 mm. Schbdurchm. 26 mm. No. 4. Arml. 67, Scheibendurchm. 25 mm. No. 5. Armlänge 46, Schbdm. 22½ mm. Die gleichmässig mit feinen Granulis bedeckten erhabenen Skeletplatten ordnen sich an den Seiten der Arme zu 2 sehr regelmässigen Reihen, deren ein-

zelne Platten die der Oberseite um ein geringes an Grösse übertreffen. Die Rückenplatten richten sich in ihrer Anordnung nach einer etwas grösseren, genau centralen Platte der Scheibenoberfläche, die den After um ein geringes aus dem Centrum drängt. Auf diese Centralplatte läuft nun aus jedem Arme eine mittlere Plattenreihe zu, zu deren Seiten dann die nachfolgenden an der Basis der Arme in Dreizahl vorhandenen, in den Armwinkeln entsprechend zusammenstossenden Reihen hinziehen. Doch nur ganz an der Basis der Arme lassen sich regelmässige Reihen erkennen und ihre Zahl sich feststellen, im weiteren Verlauf schwindet die Regelmässigkeit ganz, und nur die Tendenz zur Reihenordnung ist unverkennbar. Von der Armbasis zur Spitze nimmt die Grösse der Platten stetig gleichmässig ab. Die die Platten bedeckenden Granula bedingen das Aussehen polygonaler Felderung, sind auf der ganzen Rückseite gleich gross, auf den grösseren Platten der 2 Seitenreihen dagegen etwas feiner, am gröbsten auf der einfachen Reihe der Ambulakralseite, indem sie hier allmählig in die Furchenpapillen übergehen, deren man daher mehrere Reihen zählen kann, ohne eine feste Grenze gegen die Granula zu finden. Die jederseitig innerste Reihe der Furchenpapillen legt sich über die Rinne, sie überdachend, und zwar sind die Papillen dieser Reihen stets zu je 3, selten 4, zusammengeordnet, d. h. je 3 einer Platte entsprechend. In den Armwinkeln wird neben der einzigen granulirten Plattenreihe der Ambulakralseite noch Raum zum Ansatz einer 2. Reihe gelassen, die jedoch nur einige Millimeter weit reicht. Die zwischen den erhabenen Platten liegenden, also die Porenfelder ausfüllenden Granula sind bedeutend feiner, als die der Platten. Interessant wird dieser Seestern durch die Anordnungsweise der Rückenporen, die hier eine nach beiden Seiten hin vollkommen vermittelnde Zwischenstufe zwischen den Genera Ophidiaster und Scytaster liefert, in welche Müller und Tr. die alte Gattung Linkia danach zerfällten, ob bei der ersteren (Ophid.) die Poren zu dicht besetzten Porenfeldern vereint oder als einzelne Poren zwischen die Platten geordnet sind. Hier bei unsrer ceylonischen Form finde ich die Vermittelung beider Zustände darin, dass die Poren hier als Kreisperipherien vorhanden sind, deren Kreisfläche porenlos bleibt, so dass die Poren stets an die Basen der Platten sich anlegen und ihre Zahl in jedem Felde eine verhältnissmässig geringe bleibt. Die Vermittelung geht noch weiter darin, dass einmal an den Armbasen, wo wir die ausgedehntesten Porenringe haben, bisweilen einzelne Poren in diese

hineinrücken, doch nie so weit und in so grosser Zahl, dass ein Porenfeld wie bei den typischen Ophidiastres entstünde. Andrerseits beschränken die unregelmässig sich bedeutend vermehrenden Platten, gegen die Armspitze, derart die den Poren zugewiesenen Räume, dass diese hier nur zu 3—4 zwischen eingestreut werden, gleich dem Verhalten bei Scytaster.

2) **Luidia maculata.** M. et Tr.

Ist unter den ceylonischen Echinodermen in 2 prächtigen getrockneten Exemplaren vorhanden. Die Bestimmung der Art ist durch Prof. E. v. Martens' freundlichen Vergleich mit den Originalexemplaren im berliner Museum zweifellos gesichert. Die Ausmasse unserer 2 Exemplare ergaben: für einen Arm bei No. 1 215 mm. Länge, für den Scheibendurchmesser 47 mm. No. 2: Armlänge = 220 mm., Scheibendurchmesser 50 mm. Eine geringe Abweichung von der Originalbeschreibung bei M. et Tr. finde ich in der hier grösseren Zahl der in eine Querreihe fallenden Rückenpaxillen. Zudem findet bei M. et Tr. eine sehr regelmässige und auffallende dunkle Sternzeichnung der Scheibe keine Erwähnung, obgleich sie auch an den Exemplaren des berliner Museums vorhanden sein soll. Beide Exemplare sind siebenarmig.

3) **Astropecten armatus.** M. et Tr. (= hysthrix und polyacanthus M. et Tr.)

Ein getrocknetes Exemplar aus Ceylon ergiebt als Grössenverhältnisse: Armlänge 89 mm., Scheibendurchmesser ohne die Randplatten 27, mit denselben 31 mm. Die Breite der Arme an der Basis: oben 18, unten 21 mm. Vollkommen stimmt dies Exemplar zu M. et Troschel's typischem Astropect. armatus von Java, nicht zur var. hystrix, die schon im System der Asteriden von Ceylon angeführt wird. Die einzige Abweichung von jener Beschreibung des Astrop. armatus besteht bei unserm Exemplar, neben grösserer Zahl der Arm-Randplatten, hier 50 jederseits, darin, dass die 2 mittleren Glieder der Armwinkel, deren jedes ein kleines kegelförmiges Stachelchen trägt, von den weiteren, den Arm in seiner ganzen Länge einfassenden, mit gleichgestalteten, nur etwas kleineren Stachelchen besetzten Seitenplatten durch nur 2 stachellose Platten getrennt werden, deren es nach M. et Tr. 3—4 geben sollte. Indes scheint dies Verhalten, wie alle ähnlichen Merkmale, ungemein wechselnd. So finde ich eine Brücke schon an einer Seite eines Armes des gleichen Thieres, wo 3

stachellose Felder sich finden. Noch deutlicher ergiebt sich jenes von M. et Tr. betonte Merkmal, „die 2., 3. und 4. Armplatte trägt nie einen Stachel", als absolut unsicher an einem chinesischen Exemplar der hiesigen Sammlung. Dieses zeigt an 2 Armen jederseits nur je eine stachellose Platte; an 2 anderen Armen nur noch an einer Seite eine solche, so dass in den Armwinkeln 4 Stacheln stehen, gegen 2 des ceyloner und dem von M. et Tr. beschriebenen Exemplar. Im letzten Armwinkel endlich stehen 5 solcher, indem dort keine stachellose Platte sich findet, die vorletzte Armplatte, die vor dem Beginn der Winkelbiegung, aber 2 trägt. Im Gegensatz zur wechselnden Zahl der Winkelstacheln scheint mir dagegen ihre Stellungsweise und ihr Verhältniss zu denen der eigentlichen Armplatten ein durchaus constantes zu sein. Die Stacheln der im Armwinkel stehenden Platten sind nämlich auf dem oberen Ende dieser angebracht. Ihre Basis also ruht auf der Oberfläche des Scheibenrandes, während die Stacheln der Armplatten seitlich an diesen angebracht sind. Dazu sind die Winkelstacheln stärker als die der Arme. Auf der Scheibe nehmen die am Rande ziemlich gleichen Paxillen zum Centrum hin rasch an Grösse ab, bis sie, im Centrum punktförmig geworden, nur noch wenige Granula tragen. Die Granula der oberen Randplatten sind sowohl an den Armen, wie der Scheibe grösser, als die der Rückenpaxillen.

II. Ophiuridae.

4) **Ophiocoma erinaceus.** M. et Tr.

5) **Ophiocoma scolopendrina.** Agass.

Stets begegnen uns in der Literatur diese beiden Arten neben einander von gleichem Fundorte aufgeführt und fast bei jedem sie beschreibenden Autor finden wir die Variabilität beider, ein vollkommenes Ineinanderübergehen beider Arten betont. Obgleich unter den ceylonischen Echinodermen jede durch nur ein Alkoholexemplar vertreten ist, so treten doch auch schon an diesen die Uebergänge in auffallendster Weise entgegen. Ein Vergleich dieser 2 mit allen vorliegenden Beschreibungen lässt kaum ein sicher typisches Merkmal jeder Species zusprechen. Am constantesten scheint mir nach Vergleich einiger Exemplare von anderen Lokalitäten, noch der von Lymann als Kennzeichen hingestellte Mangel der Granulation auf den Interbrachialräumen der

Scheibenunterseite bei erinaceus und das Vorhandensein solcher bei scolopendrina. Doch auch für diesen Unterschied bietet das ceylonische Exemplar von scolopendr. den Beginn einer Vermittelung, indem hier die Granulation nicht wie sonst den ganzen Raum bis zum Mundschilde mit Ausnahme nur eines feinen Streifens an den Genitalspalten einnimmt, sondern sie hier von einem breiten granulalosen Bande rings umgeben, also vom Mundschilde getrennt wird, sie demnach von oben her nur mit einem tiefen Bogen auf die Unterseite hinübergreift. Bei erinac. fehlt die Granulation, Lymann's Diagnose entsprechend, auf der Unterseite ganz, die der Rückseite hört mit scharfer Gränze plötzlich auf. Nur einige flache Schüppchen sind auf der Unterseite erkennbar. — Alle übrigen zum Theil recht auffälligen Unterschiede in der Form der Platten, der Anordnung, Färbung und Form der Armstacheln etc. scheinen absolut inconstant und bedeutungslos, da jeder einzelne sich bei dem einen Autor für die eine, bei einem anderen für die andere Species verzeichnet findet, und will ich daher auf die Verhältnisse der mir vorliegenden Exemplare nicht weiter eingehen, da ja namentlich schon v. Martens in seinen „Ophiuren des indischen Oceans" die Flüssigkeit dieser Unterschiede ausdrücklich betont hat.

Als Ausmasse fand ich für die Oph. scolopendrina von Ceylon: Länge eines Armes 155 mm., Scheibendurchmesser 22 mm. Die Op. erinaceus liess sich wegen zu starker Krümmung der Arme nicht genau messen.

6) **Ophiocoma lineolata.** M. et Tr. (= Oph. pica.)

2 Exemplare in Alkohol, deren grösseres folgende Masse ergiebt: Länge eines Armes an der Unterseite, also den in die Scheibe eingeschalteten Theil mitgerechnet, 53 mm., auf der Oberseite, also vom Scheibenrande ab gemessen, 47 mm., Scheibendurchmesser 17 mm. Beide einander vollkommen gleichenden Exemplare stimmen durchaus zu M. et Troschel's Beschreibung ihrer lineolata, sowie der von Lymann gegebenen, welcher zuerst diese Art mit der Ophioc. pica M. et Tr. vereinen konnte. Die Bestimmung wird in diesem Fall durch die sehr charakteristische Zeichnung erleichtert. Beim ersten Hinblick springen in die Augen die angegebenen 2 gelben Flecke an jeder Armbasis, die bei genauer Betrachtung sich als nur in der Mitte gelb ergeben, während die umsäumende Reihe vom Granula weiss ist. Ebenso auffallend ist die zierliche helle Streifung der Scheiben-

oberseite auf dunklem Grunde. Eine gewisse Regelmässigkeit lässt sich an den centrifugal verlaufenden Linien darin erkennen, dass stets 2—3 auf die Mitte eines Armrückens zulaufen, je eine jederseits von diesen sich aber zu den erwähnten gelben Flecken heranbegeben und, diese umziehend, deren hellen Rand liefern. Die gleichfalls von M. et Tr. angeführten gelben Flecke an jedem Mundschild sind, wenigstens bei diesen 2 Exemplaren, nicht aufs eigentliche Mundschild beschränkt, sondern ist hier etwa $^2/_3$, und zwar der adorale Theil jedes der kleinen Seitenmundschildchen weiss, von dem aus die helle Färbung dann in das mittlere Mundschild jederseits eingreift, so dass dessen mittlere dunkle Partie in ihrer Mitte von den weissen Feldchen eingeschnürt wird. — Die gelbliche Ringelung der Arme nimmt von der Basis nach der Spitze zu, doch würde es zu weit führen, die Bildung der Ringe im Verlauf des Armes genau zu verfolgen. Die Zahl der Stacheln einer Reihe auf den Seitenfeldern der Arme sinkt von der Scheibe zur Armspitze hin. Ganz an der Basis der Arme kann ich 6 Stacheln in einer Reihe zählen, bald statt dessen 5, dann auf eine weite Strecke 4 und endlich an der dünnen Spitze stets nur 3 an einem Gliede. Ohne dass, wie bei Ophiocoma scolopendr. und andern Gliedern der Gattung, eine regelmässige Alternation zwischen mehr und weniger zähligen Reihen sich einstellte, tritt hier nur selten und ohne irgend regelmässigen Abstand einmal eine Reihe mit weniger Stacheln zwischen den anderen auf und gestattet dann der entsprechenden Rückenplatte, sich mehr in die Breite auszudehnen. — Auf der Oberseite der Arme ist die erste Platte an der Basis viereckig mit convexem Aboralrande. An den weiteren und höheren Oberarmplatten zieht sich der convexe Aboralrand oft in 2 Seitenwinkel aus, so dass die Platten ziemlich gleichmässig hexagonal werden. Die Platten der Unterseite sind durchweg länglich viereckig, ebenfalls am Aboralrande convex. Der Grössenunterschied der Stacheln ist unbedeutend, die der Oberseite sich nähernden Reihen sind etwas grösser und stärker.

7) Ophiocoma brevipes. Peters.

1 defektes Alkoholexemplar mit einem Scheibendurchmesser von 16 mm. Die von Peters in seinen: Ophiuren von Mozambique, gegebene kurze Originalbeschreibung stimmt genau zu unserem Exemplar, namentlich auch die im Gegensatz zu den anderen Arten der Gattung gegen die Unterseite der Arme zunehmende Länge

der Stacheln. Was die Zahl dieser in einer Reihe anlangt, so finde ich hier an den ersten Gliedern der Armbasis 4, dann an 2—5 Gliedern je 5 Stacheln in einer Reihe, worauf die Reihen 4, dann 3stachelig werden. Die Färbung, die PETERS als grünlich weiss oder gelblichweiss, mit bräunlicher oder grünlicher Marmorirung auf der Scheibe, mit verwischten dunklen Querbändern auf den Armen angiebt, löst sich bei genauer Betrachtung in eine zierliche regelmässige Zeichnung auf. Die dunkle Marmorirung der Scheibenrückseite besteht aus einer Anzahl grösserer Pigmentanhäufungen, kleinen Chromatophoren, der Amphibienhaut ähnlich, von denen aus feine Linien nach allen Richtungen auf der Scheibe sich vertheilen, sich immer wieder verästeln und allenthalben sich verbinden, so eine ungefähre Netzzeichnung bildend. Auf den im allgemeinen querovalen Rückenschildern, deren adoraler Rand sich bisweilen zu einer winkligen Polygonseite gestaltet, die endlich an der Armspitze eckig werden, ist die dunkle Zeichnung nur auf den 2 ersten Basalgliedern unregelmässig, auf eine weitere Strecke etwas verwaschen, um dann scharf ausgeprägt und äusserst regelmässig sich zu gestalten. Bedingt wird sie durch eine senkrecht jedes Mittelschild halbirende feine Linie, deren Enden Gabeläste abgeben, die in einer Strecke des Armes rings um die Platte greifend sich vereinigen. Weiter gegen die Spitze löst sich die Umrandung von der Mittellinie, die dann in 2 Punkte sich auflöst und endlich ganz an der Spitze verschwindet, um nur den Randsaum übrig zu lassen. Eine nicht sehr auffällige dunkle Querringelung der Arme wird endlich dadurch bedingt, dass von Strecke zu Strecke an einem Gliede die beiden Seitenschildchen dunkel gefärbt sind. Auf der Unterseite der Arme wird die Zeichnung bloss durch Punkte bedingt und bleiben an der Armbasis zwischen den punktirten Platten stets auch einige völlig weiss. Der Form nach sind die Platten auf dieser Seite viereckig, höher als breit, der adorale Rand concav, der aborale convex und die Seitenränder gebuchtet. Die Stacheln sind in der untersten Reihe meist ganz farblos, während die der mittleren durch einen schwarzen Strich oder durch Punktirung gezeichnet werden.

8) **Ophiothrix punctolimbata.** v. MARTENS.

Einige Armfragmente eines Ophiothr. aus Ceylon sind ganz ohne Frage zu dieser Art gehörig. Die auffallende Punktirung an den Schildergränzen der Arme lässt kaum einen Zweifel. Die Mittelschilder des Armrückens besitzen regelmässige Trapezform,

die dann meist in ein Sechseck übergeht, dessen Breite die Höhe um etwa das Doppelte übertrifft. Die kurze Trapezseite resp. die kürzeste Sechseckseite ist adoral gewandt und ziemlich gerade, bisweilen fast unmerklich convex, während die breite aborale Basallinie in der Mitte seicht eingeschnitten ist. An vielen Platten ist eine feine, von diesem Einschnitt ausgehende und so die Platte senkrecht halbirende Nahtlinie sichtbar. Die charakteristischen Punkte stehen nun in folgender Anordnung. 2 finden sich regelmässig an der adoralen kurzen Seite, nahe an den unteren Ecken der Mittelplatte. Ebenso konstant liegen mit ihnen in einer Linie, und daher bei flüchtiger Betrachtung scheinbar ebenfalls dem Mittelschilde angehörig erscheinend, 2 weitere Punkte, jederseits einer, auf den Ecken der das Mittelschild begränzenden kleinen Seitenrückenschilder. Von Strecke zu Strecke kommen dann noch 2 Punkte in den oberen Ecken des Mittelschildes hinzu. Letzteres Verhalten findet sich an den die dunkle Ringelstreifung der Arme bedingenden dunkelblauvioletten Feldern, die, wie schon v. Martens angiebt, regelmässig auf je 3 oder selten 4 ganz helle graubläuliche Felder folgen. Von den, stets 4, Punkten dieser dunklen und etwas schmäleren Felder verwischen sich die 2 adoralen, fliessen in der Mitte fast zusammen und bedingen dadurch einen dunklen Rand am Unterrande des Feldes. Auch das aboralwärts vorhergehende helle Feld besitzt meist noch 4 Punkte. Die dunkle Ringelung geht rings um den Arm, auch die Unterseite querstreifend. Hier finden wir die Mittelplatten so hoch wie breit, am Adoralrande convex, am aboralen meist leicht concav ausgeschweift, ohne senkrechte Halbirungslinie. Die tiefste Stelle der aboralen Linie nimmt an den hellen Feldern ein grosser dunkler Punkt ein, der auf den dunklen Feldern zu einem halbmondförmigen dunklen Querband wird. Ein eben solches nur weniger mächtiges findet sich am adoral dem dunklen Felde vorhergehenden, meist auch schon halbblauen Felde, und bisweilen auch ebenso auf dem aboral folgenden. So weit mir die Literatur bekannt geworden, ist die von Prof. Dr. E. v. Martens 1870 gegebene Originalbeschreibung bisher auch überhaupt die einzige, die von dieser Art existirt. Erwähnt finde ich den Ophiotrix punctolimbata nur noch in P. Studer's: Uebersicht über die Ophiur., die während der Reise S. M. S. Gazelle um die Erde 1874—76 gesammelt wurden, Berlin 1883, und zwar von Timor, Atapupu. Anmerkungsweise vergleichend angeführt ist sie endlich in Chr. Fr. Lütken, Ophiuridarum nov. et minus cognit. descript. nonnullae p. 18 bei Beschreibung seiner neuen Ophiotrix galatea.

III. Echinoïda.

a) regularia.

9) Diadema setosum. Gray.

2 Alkoholexemplare, die in allen Stücken mit den vorliegenden Beschreibungen, sowie mit Exemplaren der hiesigen Sammlung übereinstimmen.

10) Echinometra oblonga. Blainv.

Ein Exemplar einer kleinen Echinometra scheint mir entschieden zu dieser Art gehörig. Der Längsdurchmesser beträgt 34 mm.; der Breitendurchmesser 26 mm.; das Mundfeld ist 16 mm. weit; der längste Stachel 7½ mm. lang. Von allen Beschreibungen der weitverbreiteten Echinom. lucuntur, sowie von den mir zum Vergleich vorliegenden Exemplaren dieser, auch ihrer kurzstacheligen Form, weicht unser Exemplar immer noch durch die Kürze der Stacheln ab und namentlich auch dadurch, dass kein Stachel zugespitzt endigt, sondern alle am Ende abgestumpft, einige selbst abgerundet sind. Alle Stacheln zeigen die Tendenz zu leichter Abflachung, bis namentlich die in der Umgebung des Mundfeldes vollkommen flach werden. Für oblonga stimmt auch die von Agass. bei dieser angegebenen Form der Stacheln, die in der Mitte verdickt sind, zu. Die Farbe der Stacheln ist ein ganz lichtes Violet, die Enden etwas dunkler und röthlich. Die oblonge Schalenform gleicht völlig der einer Echinom. oblonga von den Sandwich-Inseln aus der hiesigen Sammlung. Mit eben dieser stimmt auch die Form des Mundfeldes, die bei beiden von Agass. Angaben abweicht, kaum etwas länglich, jedenfalls nicht elliptisch ist. Da ich eben nur ein mit Stacheln bedecktes Exemplar vor mir habe, wage ich trotz der angeführten Merkzeichen immerhin nicht mit absoluter Bestimmtheit zu behaupten, dass es nicht doch eine abweichende Form der höchst variablen lucuntur ist. Höchst zweifelhaft scheint mir überhaupt die specifische Trennung beider Arten.

11) Stomopneustes variolaris. Agass.

Eine grosse Zahl ceylonischer Exemplare bestätigt vollkommen Agassiz's Angabe, dass Stomopn. variolaris wohl die wenigst variable Echinidenspecies sei, indem etwa 30 Alkoholexemplare

nebst 15 getrockneten und zahlreichen trocknen Schalenfragmenten und Stacheln in allen Stücken die grösste Uebereinstimmung zeigen. Nur 2 kleine Exemplare weichen ein wenig ab, indem die Tendenz zum Oblongwerden, die dieser Art eigen ist und ihre nahe Stellung zur Gattung Echinometra bedingt hat, hier bis zu vollkommen ovaler Form, durch Vorspringen eines Ambulakrums, gesteigert ist. Beide Exemplare sind freilich etwas monströs, da ihre Schale einige tiefe Einsenkungen wie Fingereindrücke besitzt. Die Peripherie der Schale ist überhaupt bei allen kleinen Stücken mehr oval, bei grossen ziemlich kreisrund. Die Ausmasse ergeben für das am meisten unregelmässige: Längster Durchmesser 73 mm. Breite 65½ mm. Höhe an der einen Seite des Periprokts 44, an der andern 41½ mm. Periprokt 11 mm. Mundfeld 18 mm. Das grösste regelmässige Exemplar ergab: Durchmesser 99. Höhe 57 mm. Periprokt 15½. Mundfeld 23½ mm. Längster Stachel 71½ mm.

12) Toxopneustes (Boletia) pileolus. AGASS.

9 Exemplare in Alkohol, 5 getrocknete, nebst einigen trocknen Schalenfragmenten.

Im Gegensatz zu AGASSIZ's Angabe von der grossen Variabilität dieser Art, stimmen die 14 aus Ceylon stammenden Exemplare in einer unter den Echiniden seltenen Weise mit einander überein, sowohl in Bezug auf ihre Gestalt, d. h. die Ausmassproportionen, wie im Stachelkleid, der regelmässigen Tuberkel und Porenanordnung, den tiefen Zahnausschnitten des Mundfeldes, Form der Madreporenplatte, überhaupt des Afterpoles etc. Auch mit einem Exemplar von den Sunda-Inseln der hiesigen Sammlung finde ich in all jenen Stücken vollste Uebereinstimmung. Das einzige inconstante, von AGASS. als Merkmal aufgeführte, ist die Tuberkelstellung auf den Platten des Genitalringes, die hier bei allen Exemplaren eine verschiedene ist. Die 2 grössten Exemplare der ceylonischen Collection ergeben als Durchmesser 112 und 114 mm. Die Höhe ist in Folge der Stachelbedeckung nicht festzustellen. Bei einem kleineren Exemplar finde ich den Durchmesser 96 mm. Die Höhe 94½ mm.; 40½ mm. bis zum eingesunkenen Rande des Mundfeldes. Apikalpolfeld 15½; Mundfeld 35½; Länge eines Mundfeldeinschnittes 5 mm.

13) Hipponoë variegata. A. AGASS.

15 getrocknete Exempl., 5 in Alkohol, nebst zahlreichen trocknen Schalenfragmenten.

Im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Arten finden sich unter den 20 Exemplaren der Hipponoë kaum 2 einander völlig gleiche. Namentlich fällt an trocknen stachellosen Schalen die Variabilität der Form auf, bedingt durch die wechselnden Ausmassproportionen, sowie im Wechsel der Peripherie von einem regelmässigen Pentagon bis zu voller Kreisform. Es mögen hier tabellarisch die Ausmasse einer Reihe von Exemplaren folgen, (wobei ich für die Polfelder Agassiz's Bezeichnungsweise einhalte.)

No.	Durchmesser	Höhe	Grösster Umfang.	Aktinal-System	Mundöffn.	Abaktinal-System	Anal-System
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
1	116	74	372	25	7	17½	9
2	109	61	—	28	—	14	7
3	108	62	337	22½	—	16½	—
4	100	68	—	25	—	14	6½
5	99½	63½	—	23	13	15½	8
6	97	57½	308½	24	—	13½	7½
7	97	70½	—	—	—	—	—
8	94	61	300	25	—	8	6½
9	93	61	—	23	—	14	7
10	93	57½	308½	24	—	13½	7½
11	92½	63½	—	23	—	15½	8
12	88½	56	—	20½	—	13	6½
13	86	52	273	21	—	13½	7
14	86	52	272	23¾	—	13	8
15	79	47	275	22	—	12	6

Variabel erscheint das Genital-Afterfeld, nicht nur in seinen Grössenverhältnissen, sondern auch in der Gestalt. Nach Agass. soll dieses Feld bei Hipp. var. im Gegensatz zur amerikanischen H. esculenta mehr rundlich sein, in Folge einer geringen Entwickelung der Genitalplatten. An den ceylonischen Exemplaren der variegata findet sich aber beiderlei Verhalten vertreten. Bald, aber in den selteneren Fällen, ist das Genital-Afterfeld ziemlich vollkommen abgerundet und dann von geringem Durchmesser; bald aber, und zwar in der Mehrzahl der Fälle, sind die Genitalplatten auch hier scharf ausgeschnitten fünfeckig und dadurch das ganze Feld von pentagonaler Gestalt und grösserem Durchmesser. Wechselnd sind ferner die Umrisse der Ocellarplatten, deren 2 stets das Analfeld erreichen, drei von ihm abgerückt sind. Die Gestalt der zwei angrenzenden ist ein längliches Viereck, dessen freier Rand entweder einen tiefen eckigen Ausschnitt führt, oder aber in der Mitte eine Zackenspitze trägt und dann dreizackig erscheint.

die drei abgerückten werden durch die Einengung pentagonal, am freien Aussenrande sind aber auch sie oft dreizackig. Stets sind grössere geknöpfte Tuberkeln auf den Platten des Genitalringes vorhanden, ihre Zahl aber stets variabel. Auch die Madreporenplatte besitzt meist 2, wenigstens aber 1 grossen Tuberkel, der die Einkerbung ihres Basalrandes und damit ihre ungefähre Herzform bedingt. Nur die vom Afterfeld abgerückten Ocellarplatten besitzen meist keinen, oder höchstens einen grösseren Tuberkel. Feine Tuberkelchen sind über alle Platten des Ringes in Mehrzahl vertheilt und stellen sich bei einzelnen Exemplaren zu kleinen Gruppen in den freien Ecken der Ocellarplatten vereint. Bedeutend unterscheiden sich die sämmtlichen ceyloner Exemplare der Hippon. varieg. von einigen der hiesigen Sammlung aus dem rothen Meere. Die Form der ersteren ist auch bei den niedrigsten Exemplaren immer vielmehr konisch, weniger zusammengedrückt. Werden die ceyloner flach, so nimmt damit zugleich die pentagonale Form ab, der Umfang wird mehr kreisförmig, wohingegen die stark comprimirten Exemplare des roth. Meeres durch bauchige Ambulakralfelder mehr fünfeckig sind als irgend ein Exemplar aus Ceylon. Ferner sind an denen des roth. Meeres die Porenreihen weit regelmässiger, bilden alle, drei fast genau vertikale Linien, die äusserste auch hier am regelmässigsten. Ein Ausdrängen einzelner Porenpaare der mittleren und inneren Reihe ist hier äusserst selten, und rücken dieselben nie weit ab, während fast bei sämmtlichen ceylonischen die Zahl der ausgerückten Porenpaare sehr bedeutend ist und diese bis in die Mitte zwischen je 2 Reihen zu liegen kommen, also dass oft der Anschein eines vierreihigen Ambulakrums gegeben wird. Endlich sind die Oeffnungen der Ocellarplatten bei der H. des roth. Meeres kreisrund, bei den ceylonischen entschieden länglichrund.

b. Irregularia.

14) **Maretia alta.** Agass.

3 Exemplare in Alkohol.

Die Ausmasse ergaben: No. 1. Länge der flachen Unterseite 29—30 mm. derselben bis zum Gipfel des analen Plastron (Nabel) 27 mm.; Grösseste Länge vom vorderen Rande bis zum oberen hinteren 32½ mm. Grösste Breite 25 mm. Höhe 16 mm. No. 2, mit Stacheln: Länge der Unterseite 31½ mm.; bis zum Nabel 29. Grösste Länge 34 mm. Grösste Breite 27. Höhe 15½. No. 3,

mit Stacheln: Unterseite 38, bis zur Nabelspitze 35. Grösste Länge 41. Grösste Breite 31½. Grösste Höhe 16½ mm. Die 3 Exemplare stimmen mit AGASSIZ's Beschreibung dieser Art bis auf die etwas bedeutendere Grösse und die Färbung, welche hier eine dunkelröthlich-violete ist, auf der Untereite heller durch zahlreiche grössere helle Stacheln. Um den Mund erzeugen die dunklen Pedicillarien und Füsschen einen dunklen Ring. Etwas weicht auch noch, wohl nur in Folge der bedeutenderen Grösse der ceyloner Exemplare, die Zahl der noch nicht obliterirten Porenpaare in der vorderen Porenzone des lateralen Ambulakrums ab, die hier zu 5—6 Paaren vorhanden sind, gegen 3—4 bei den von AGASS. beschriebenen Individuen. Bei einem stachellosen Exemplare stehen im vorderen Abschnitt des hinteren lateralen Interambulakrums auf der einen Seite 5, auf der anderen 6 sehr starke Tuberkeln, und zwar so, dass eine untere Reihe dicht an der Peripherie der Schale aus 4 solchen zusammengesetzt ist. Dicht über dieser stehen zu ihr parallel auf der einen Seite 2, auf der andern in gleichem Abstand 1 ebensolcher, das erste Tuberkel beider Reihen dicht am Ambulakrum. Jedes Tuberkel steht in einer tiefen Grube, sodass seine Spitze von einem breiten Ring umgeben nur wenig über die Schalenoberfläche vorragt. Jede Spitze ist abgeflacht, etwas eingesunken und in der Mitte mit einem spitzen Knöpfchen versehen. Diesen Tuberkeln nun sitzt je ein Stachel auf, der durch Länge und Krümmung sich von den übrigen der Oberseite abhebt, nicht aber durch hellere Färbung wie die längeren Stacheln der Unterseite. Das Afterfeld, in querer Ebene am aboralen Pole der Längsaxe gelegen, ist zu einer tiefen Grube eingesunken, die lange dunkle Stacheln am Rande dicht umstehen. Auch die Aftermembran, an deren oberem Rand sich der After befindet, besitzt einige, freilich nur kleine zarte Stacheln.

IV. Holothuroida.

a. Apodes.

15) Chirodota dubia. C. SEMPER.

1 Exemplar in Alkohol.

18 kurzstielige Tentackeln, deren jedes Händchen von 22 Tentackelchen gebildet wird. Obgleich die Zahl der Tentackelfiedern nicht genau zu SEMPERS Ch. dubia stimmt, welche deren nur 18—20 haben soll, so scheint mir das vorliegende Exemplar

doch entschieden dieser Art zugehörig, da ausser ihr nur noch für Ch. variabilis 18 Tent. angegeben werden, unser Stück aber von jener, wenn auch die Fiederzahl stimmt, in mehrfacher Hinsicht entschieden abweicht. Variabilis soll z. B. nach SEMPER ihre Tentackelfiedern nicht zusammenschlagen können, was hier geschehen ist und für dubia spricht, wie bei letzterer nach SEMPER, sind auch bei unserem Exemplar die Fiedern etwas in die Tentackelscheide retrahirt. Endlich scheint mir am sichersten ausschlaggebend die Form der kleinen Kalkräderchen, die in kleinen Häufchen, jedes aus einer sehr grossen Zahl der Gebilde zusammengesetzt, über die ganze Oberfläche des Thieres zerstreut sind. Sie stimmen nur mit den von SEMPER aus seiner dubia abgebildeten, mit diesen aber genau bis ins feinste Detail überein. Auch die zweite Form von Kalkkörpern, die unregelmässig hantelförmigen, sind denen von SEMPERS dubia gleich, an beiden verdickten Enden zackig. Freilich scheinen diese letzteren wenig typisch zu sein.

b. Eupodia.

16) Mülleria sp.

Eine grosse Holothurie, deren 5 Kalk-Afterzähne die Zugehörigkeit zum Genus Mülleria ausser Zweifel setzen, vermag ich auf die Species hin leider nicht zu bestimmen, da das Exemplar arg contrahirt ist und zwischen anderen Naturalien auf der Reise arg gelitten hat.

Stellen wir nun nach Betrachtung der von Prof. HAECKEL auf Ceylon gesammelten Echinodermen, die Stellen der Literatur zusammen, an denen uns jene Insel als Fundortsangabe für Echinodermen begegnet, so ist als älteste zu verzeichnen: MÜLLER und TROSCHELS „System der Asteriden“ Braunschweig 1842, wo Astropecten hystrix und zwar ein Exemplar aus dem Museum des Jardin de Plantes zu Paris als ceylonisch bezeichnet ist. Bestätigt wird die Angabe durch EDM. PERRIER in seiner: Revision de la Collection de stellerides du museum etc. (siehe No. 22 Literaturnachweis), welcher zugleich den Astrop. hystrix mit polyacanthus und armatus von MÜLL. et TR. identificirt.

In THEODOR LYMANNS: Ophiuridae and Astrophytidae, im: Illustraited Catalogue of Museum of comp. Zoology at Harward College 1865 finde ich dann bei Ophiocnemis marmorata MÜLL. et TR. Ceylon unter den Fundorten aufgeführt.

Ferner stiess ich in der: Revision of Echini (No. 1) von A. Agassiz, freilich nur bei 2 der 210 von jenem Autor aufgeführten Arten auf die Angabe Ceylon und auch bei diesen zweien nur in dem Abschnitt: Littoral Lists. unter der Rubrik: Indian Ocean to Philippine Islands, ohne dass indes bei der Aufzählung der Fundorte in dem Abschnitt über Synonymie, noch auch bei Beschreibung der einzelnen Arten im systematischen Theil dieser Fundort nochmals citirt wäre. Die beiden Arten sind: Salmacis sulcata Agass. und Phyllacanthus imperialis.

Alle bisher angezogenen Angaben beziehen sich aber eben nur auf einzelne Arten und sind nach oft nur zu zweifelhaften Etiketten der Museen gegeben. Erst 1882 erschien eine Aufzählung einer ganzen Reihe ceylonischer Echinodermarten, das Register einer auf Ceylon von Dr. Ondaatje, Colonial Surgeon in Ceylon, gemachten Sammlung, die Prof. F. J. Bell bestimmt und in den Annales and Magazin of Natural History Fifth. Series Vol. X p. 218—225 veröffentlicht hat. Ich führe hier die 18 Arten in der von Prof. Bell gewählten Reihenfolge auf.

1) Diadema setosum,
2) Echinometra lucuntur,
3) Salmacis bicolor,
4) Echinoneus cyclostomus,
5) Echinodiscus biforis,
6) Fromia milleporella,
7) Scytaster variolatus,
8) Scytaster Novae-Caledoniae,
9) Astropecten sp.,
10) Ophiocoma erinaceus,
11) Ophiocoma scolopendrina,
12) Ophiocoma brevipes,
13) Ophiocoma pica,
14) Ophiothrix nereidina?
15) Ophiomastix annulosa,
16) Ophiactis Savignyi,
17) Astrophyton elavatum,
18) Antedon sp.

Vergleichen wir nun diese Enumeratio, sowie die wenigen älteren Angaben mit unserer Aufzählung, so ergeben sich in der Sammlung Prof. Haeckels 9 bisher von Ceylon nicht verzeichnete Arten, wenn ich Astropecten armatus nicht hinzuziehe, der freilich nur in seiner Varietät hystrix M. et Tr. von dorther bekannt ge-

worden war und wenn ich zugleich die Linkia sp. weglasse, (die möglicher Weise mit Bells Scytaster Novae-Caledoniae zusammenfallen dürfte.) —

Stelle ich nun zum Schlusse noch sämmtliche uns jetzt als Ceylons Küsten bevölkernde bekannt gewordene Arten systematisch zusammen, so erhalten wir als jenes Eilandes Echinodermen-Fauna folgende Liste.

I. Asterida.

1) Linkia sp.?
2) Scytaster variolatus,
3) Scytaster Novae-Caledoniae,
4) Fromia milleporella,
5) Luidia maculata,
6) Astropecten armatus et var. hystrix,
7) Astropecten sp.

II. Ophiuridae.

8) Ophiocnemis marmorata,
9) Ophiocoma erinaceus,
10) Ophiocoma scolopendrina,
11) Ophiocoma pica (lineolata),
12) Ophiocoma brevipes,
13) Ophiomastix annulosa,
14) Ophiactis Savignyi,
15) Ophiothrix nereidina?
16) Ophiothrix punctolimbata,
17) Astrophyton clavatum.

III. Crinoida.

18) Antedon sp.

IV. Echinoida.

a. Regularia.

19) Phyllacanthus imperialis,
20) Diadema setosum,
21) Echinometra lucuntur,
22) Echinometra oblonga,
23) Stomopneustes variolaris,
24) Salmacis sulcata,

25) Salmacis bicolor,
26) Toxopneustes pileolus,
27) Hipponoë variegata.

b. Irregularia.

28) Echinodiscus biforis,
29) Echinoneus cyclostomus,
30) Maretia alta.

V. Holothuroida.

a. Apodes.

31) Chirodota dubia.

b. Eupodia.

32) Mülleria sp.

Benutzte Literatur.

1) Agassiz, A., Illustrated. Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harward College No. VII Revision of Echini. Cambridge 1872—74.

2) Agassiz, Louis, Monographies D'Echinodermes vivans et fossils. Neuchatel 1838.

3) Bell, Prof. F. Jeffrey M.A., Echinoderm-Fauna of the Island of Ceylon, together with some Observations on Heteractinism. in: The Annales and Magazin of Natural-History. V. Series Vol. X. 1882.

4) Bronn, Classen und Ordnungen.

5) Gray, Dr. John E., Genera distinguishable in Echinus; in d. Proceedings of the zoological Society 1835. p. 57—59.

6) Gray, Dr. J. E., An Arrangement of the Families of Echinida, with Descriptions of some New Genera and Species. Proceed. of the zool. Society 1855. p. 35—39.

7) Gray, Dr. J. E., Synopsis of the Species of Starfish in the British Museum. London 1867.

8) Handbücher der Zoologie von Claus, Troschel, Carus und Gerstäcker etc.

9) Ljungmann, Ophiuroidea viventia huc usque cognita. Holmiae 1867.

10) Ludwig, Hubert, Beiträge zur Anat. des Ophiuren. III. Heft der morpholog. Studien an Echinodermen. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XXI 3. 4.

11) Ludwig, K., Das Mundskelet der Asteriden und Ophiuren etc.

12) Lütken, Dr. Chr. Fr., Ophiuridarum novarum vel minus cognitarum descriptiones nonnullae. Kjoebenhavn.

13) Lütken, Chr. Fr., Additamenta ad historiam Ophiurid. I und II Afdeling in: Det kongelige Danske Videnskabernes selskabs Skrifter. Bd. V. Kjöbenhavn 1861 (Jahrgang 58 u. 59).

14) Lütken, Chr. Fr., Additamenta ad hist. Ophiur. beskrivende og kritiske. Bidrag til Kundskab om Slangestjerne.

15) Lyman, Theodor, Illustrated Catalogue of the Museum of Comp. Zool. at Harward College. No. 1. Ophiuridae and Astrophytidae. Cambridge 1865. No. VI. Supplement to the Ophiur. and Astroph. Cambr. 1871.

16) Lymann, Th., Zoolog. Results of the Hassler Expedition II Ophiur. and Astrophytidae, including those dredged by the late Dr. William Stimpson. Cambridge 1875.

17) Lymann, Th., Ophiuridae and Astroph. of the Challenger Exped. Part. I.

18) Lymann, Th., Ophiuridae and Astroph. new and old. Bulletin of the Museum of Comp. Zool. at Harward. College, Cambridge, Mass. Vol. III No. 10.

19) v. Martens, Dr. E., Ostasiatische Echinodermen, in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte. 1865. Bd. XXXI. 1866. Bd. XXXII. 1867. Bd. XXXIII.

20) v. Martens, Dr. E., Die Ophiuriden des indischen Oceans, Archiv für Naturgesch. 1870. Bd. XXXVI, p. 244—262.

21) Müller, J. und Troschel, System der Asteriden. Braunschweig 1842.

22) Perrier, M. Edmond, Revision de la Collection des stellerides du muséum d'histoire naturelle des Paris in: Archives de Zoologie experimentale et generale. Tome IV p. 265—450. Paris 1875 und Tome V p. 1—104 u. p. 209—304. Paris 1876.

23) Peters, Dr. W., Ueber neue Ophiuren von Mozambique. Wiegmann's Archiv f. Naturgesch. Berlin 1852. p. 82—86. Bd. XXVIII.

24) Selenka, Anat. und Systemat. der Holothurien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1867. p. 290—372.

25) Semper, C., Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil wissenschaftl. Resultate. I. Bd. Holothurien. Leipzig 1868.

26) Sluiter, Holothurien von Java.

27) Studer, Th., Uebersicht über die Ophiuriden, welche während der Reise S. M. S. Gazelle um die Erde 1874—76 gesammelt wurden. Berlin 1883.

28) Troschel, Einige neue Seeigel. Verhandl. des nat.-hist. Vereins für preuss. Rheinland und Westphalen. 1869. p. 96.

29) Viguier, Anatomie Comparée des squelette des stellerides. Archiv de Zool. Experimental. Tome VII. Paris 1873. p. 33—250.

30) Kossmann, R., Zool. Ergebnisse einer Reise in d. Küstengebiete d. roth. Meeres. Die Echinodermen von H. Ludwig. Leipzig 1880 (erst nachträglich eingesehen).

Ueber die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroideen.

Von

Johannes Thallwitz,
cand. rer. nat.

Hierzu Tafel XII—XIV.

Die Nachrichten, welche bis jetzt über die histologische Entwicklung der männlichen Geschlechtsprodukte bei den Hydroideen vorliegen, sind ziemlich spärlich und vielfach einander widersprechend. Selbst die Frage, in welchem der beiden Keimblätter die Geschlechtszellen der Hydromedusen ursprünglich zur Differenzirung gelangten, ob sie von Ektoderm- oder Entodermelementen herzuleiten seien, war bis in die neueste Zeit noch unentschieden. WEISMANN's umfassende Untersuchungen [1]) haben inzwischen Licht hierüber verbreitet. Es gelang diesem Forscher, die Abstammung der Sexualzellen beider Geschlechter vom Ektoderm her endgiltig nachzuweisen, und zwar auch für jene Fälle, in denen dieselben in Entoderm zur Differenzirung gelangen und zahlreichen früheren Beobachtern eine entodermale Herkunft vorgetäuscht hatten. Die Histogenese der männlichen Keimzellen in ihren einzelnen Phasen zu verfolgen, befand sich indessen ausserhalb der Gesichtspunkte, von welchen die in WEISMANN's Werke niedergelegten Arbeiten ausgingen und konnte in demselben nur geringe Berücksichtigung finden.

Die ältesten Angaben über Spermaentwicklung bei Hydroideen haben wir von KLEINENBERG,[2]) KOROTNEFF [3]) und BERGH [4]) mit

---

[1]) WEISMANN: Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen etc., Jena 1883.

[2]) KLEINENBERG: Hydra.

[3]) KOROTNEFF: Versuch einer vergleich. Anatomie der Cölenteraten. Moskau 1880. S. 46. (russ.).

[4]) BERGH: Nogle Bidrag tit de athecate Hydroiders Histologie etc. Kjöbenhavn 1877—78 citirt bei KOROTNEFF.

Bezug auf die Gattung Hydra erhalten. Nach KLEINENBERG gehen die Kerne der Hodenzellen zu Grunde, und an Stelle derselben treten einige stark lichtbrechende, kugelige oder ovale Körperchen auf. Ob diese durch Umwandlung aus den Kernen hervorgehen, oder Neubildungen sind, lässt er unentschieden. Die Zelle verwandelt sich hierauf in eine zarte, wasserhelle Kugel, aus welcher sich direct das Spermatozoid bildet.

Nach den beiden anderen Autoren aber soll bei der Samenbildung der Kern der Spermamutterzelle erhalten bleiben, die Spermatozoenkopfenden sollen sich ganz unabhängig von den Spermatoblastkernen entwickeln. KOROTNEFF berichtet, dass bei der starken Vermehrung der interstitiellen Zellen an der Stelle, wo das samenbildende Organ entstehen soll, die diesen Zellen zugehörigen Kerne sich aus hellen Bläschen in compacte Körper von grobkörniger Consistenz verwandeln. Nucleoli sind in letzterem Falle schon nicht mehr zu unterscheiden. Weiter beginnen im Zellkern die Anzeichen einer gleichzeitigen Theilung in mehrere (3—4) Theile. Hierauf erscheint in jeder der kleineren Zellen ein Spermatozoid, was dadurch kenntlich wird, dass in der Zelle, in der Nähe des Kerns (im Gegensatz zu der Beschreibung KLEINENBERG's), ein hellleuchtender Punkt auftritt, aus welchem ziemlich rasch ein länglicher Körper wird. Solcher Körper können in einer Zelle zu gleicher Zeit 2 auftreten. Weiter bildet die Zelle einen Plasmaauswuchs, welcher zum Schwanz des sich entwickelnden Spermatozoids wird. Aehnlich sollen die Schilderungen BERGH's lauten.

Es ist zu bemerken, dass diese Angaben aus einer Zeit datiren, zu der die Meinung einer freien Köpfchenbildung im Plasma der Mutterzelle sich noch einer allgemeinern Verbreitung erfreute.[1]) Soviel ich ferner aus den Schilderungen ersehe, wurden die betreffenden Beobachtungen am frischen Gewebe angestellt, welches allein einen tiefern Einblick in die Entwicklungsverhältnisse der Keimzellen nicht gestattet.

---

[1]) Uebrigens scheint BERGH später an seiner diesbezüglichen Beobachtung selbst wieder unsicher geworden zu sein. Ich schliesse dies aus einer Anmerkung, die ich in einer spätern Arbeit dieses Forschers: „Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni", Morpholog. Jahrbuch, Bd. V. S. 43, finde. Es heisst dort: „Aber wissen wir wirklich dieses mit Sicherheit, dass die Substanz des Spermakerns vom Protoplasma geliefert wird? Keineswegs!"

Zu anderer Auffassung ist FRAIPONT [1]) bei der Untersuchung von Campanularia angulata gelangt. Seine Ausführungen stützen sich gleichfalls auf Beobachtungen am lebenden Thier. Er lässt den Inhalt des Hodengewebes durch rapide Vermehrung der Spermamutterzellen, deren Zahl anfangs eine geringe ist, und die in den jüngeren Gonophoren rundliche, deutliche Kerne mit constanten Kernkörperchen besitzen, allmälig in eine grosse Anzahl kleiner, kugelicher Körperchen übergehen, bis sich endlich in den älteren Hoden das Hodengewebe in eine kolossale Zahl kleiner, sehr lichtbrechender Körperchen umgebildet hat. In dieser Zeit werden die Spermatozoen gebildet. Von letzteren sagt er: L' interprétation que nons croyons devoir donner à nos observations est celle-ci: chaque corps de spermatozoide est constitué par un petit noyau ou fragment de noyau entouré d'un peu de protoplasme. Le reste du protoplasme de l'ancienne cellule spermatique constitue la queue."

Neuerdings bemühte sich DE VARENNE [2]) die Spermatogenese der Hydroideen bei den Arten Campanularia flexuosa, Campanularia angulata, Antennularia antennina und Podocoryne carnea näher zu verfolgen. Von dem durch WEISMANN bereits widerlegten Irrthum DE VARENNE's, die Keimzellen für alle die genannten Arten aus Entodermzellen des Cönosarcs hervorgehen zu lassen, kann ich hier absehen und will an dieser Stelle nur seine Nachrichten über die Entwicklung der Spermatoblasten und die Bildung der Spermatozoen berücksichtigen. Im Uebrigen werde ich auf die Arbeit DE VARENNE's öfter zurückkommen müssen, da sie sich zum Theil auf Arten erstreckt, welche auch mir als Untersuchungsobjecte dienten. — Seine cellules mères primaires begrenzen ursprünglich einerseits die Leibeshöhle [3]) und sind auf der andern Seite in Contact mit der Stützlamelle [4]). Sie ähneln

[1]) Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la Campanularia angulata. Archives de Zoologie expérimentale et générale de Henri de Lacaze-Duthiers. Tome huitième. 1879 et 1880.

[2]) Recherches sur les polypes hydraires par André de Varenne. Paris. 1882. p. 67 § 4. Développement des spermatozoides.

[3]) Bereits WEISMANN zeigte, dass dies in Wahrheit niemals der Fall ist.

[4]) op. cit. p. 57 § 1. Origine des spermatozoides de la Campanularia flexuosa. § 2. p. 62. Gonothyraea Lovéni, Origine des spermatozoides. § 3 p. 64. Podocoryne carnea. Origine des spermatozoides.

anfangs durchaus jungen Eiern, nur dass sie von solchen an Grösse etwas übertroffen werden. Dieselben Zellen findet er auch im Entoderm der jungen Gonophoren, doch soll sich später die untere Lage der gewöhnlichen Entodermzellen durch Bildung einer neuen stützlamellenartigen Membran von der Hodenmasse abgrenzen, sodass letztere scheinbar in's Ektoderm zu liegen kommt Seine weitere Darstellung leidet an einigen Widersprüchen. Wenige Seiten später (p. 67, § 4) sagt er: „nous savons encore que ces cellules mères primaires renferment plusieurs noyaux", was allerdings bei der grossen Aehnlichkeit mit jungen Eiern nicht wohl der Fall sein könnte. Diese „plusieurs noyaux" scheinen ihm den Anlass zur Bildung eben so vieler Tochterspermatoblasten (cellules mères secondaires) zu geben, die sich ihrerseits gleicherweise mehrfach theilen, um schliesslich eine Hodenmasse von beträchtlichem Volumen zu bilden. Zu gewisser Zeit besteht diese Hodenmasse aus einer enormen Zahl von Spermatoblasten (cellules mères), welche mehrere Kerne besitzen. Er beschreibt deutliche amöboide Bewegungen und ausserdem eine eigenthümliche oscillatorische Bewegung dieser Spermatoblasten. Als Quelle derselben beobachtete er einen oder mehrere kurze und sehr feine Fäden, welche Undulationsbewegungen ausführten und zwar viel langsamer als die Bewegungen des Fadens reifer Spermatozoen. Bei sehr jungen Spermatoblasten konnte er diese Fäden noch nicht bemerken, dagegen traf er amöboide Bewegung auf fast allen Stadien. Die Kerne der Spermatoblasten sollen in der Folge ihr Volumen nicht verändern und scheinen ihm in directem Zusammenhange mit den Fäden der Spermamutterzelle zu stehen. Er glaubt, dass sie den Kopf des Spermatozoons bilden werden, und dass sich der Schwanz desselben auf Kosten des Protoplasma's entwickelt, welches diesen Kern umgiebt. Auf jene Unveränderlichkeit der Spermatoblastkerne legt er besondern Nachdruck: „Le fait qui me paraît interéssant et sur lequel j'insiste est que, dans toute la durée du développement des spermatozoïdes, en prenant la cellule mère dès son début, le noyau n' a pas changé; le protoplasma qui l' entourait a, au contraire, continuellement diminué à mésure que la queue du spermatozoïde s'allongeait, et dans le spermatozoïde bien mûr il ne reste plus que le noyau qui forme la tête et le filament caudal, qui provient du protoplasma qui entourait ce noyau dans la cellule mère". Den Besitz mehrerer Kerne betont er für die Spermatoblasten gleichfalls und lässt aus diesen mehrkernigen Zellen mehrere Spermatozoen her-

vorgehen: „La cellule mère renferme cependant plusieurs noyaux et chaque filament aboutit à un de ces noyaux: chaque cellule mère secondaire forme donc plusieurs spermatozoides". Seltsamerweise hat er in seinen Figuren[1]) den Spermatoblasten nur einen Faden und einen Kern beigegeben, ja er bemerkt dazu, dass es in der That schwierig sei, deren mehrere zu beobachten. Von Widersprüchen sind seine Angaben, wie gesagt, nicht ganz frei.

WEISMANN,[2]) obwohl derselbe sein Augenmerk fast ausschliesslich auf den Ursprung der Geschlechtsproducte, nicht aber auf ihre histologische Entwicklung gerichtet hatte, war doch im Stande, auch einiges über die letztere zu berichten. Er giebt im Wesentlichen an, dass es sich bei der Samenbildung der Hydroideen um Theilungs- und Veränderungsvorgänge der Spermatoblasten handelt. Die Einzelheiten der Samenbildung wurden indessen nicht genauer verfolgt, er schildert nur kurz, dass die Samenbildner bei ihrer Vermehrung kleiner und kleiner werden, und dass die kleinsten derselben sich schliesslich zu den Samenfäden umbilden.

Meine eigenen Untersuchungen, welche den Zweck hatten, die Einzelheiten der Spermatogenese bei dieser Gruppe im Genaueren kennen zu lernen, erstrecken sich auf die Arten: Campanularia flexuosa, Opercularella lacerata, Pennaria Cavolinii, Clava squamata, Tubularia mesembryanthemum und Podocoryne carnea. Das Material, welches mir zur Verfügung stand, war meist in Alkohol, zum Theil auch in Chromsäure und chromsauern Salzen conservirt. Als Methoden der Untersuchung dienten einerseits die Schnittmethode, andererseits wurde der Hodeninhalt der Gonophoren verschiedenen Alters isolirt und fein zerzupft, um die Beschaffenheit einzelner isolirter Keimzellen und ihrer Kerne zu studiren. Auch mit Zertrümmerung und Zerzupfung von Schnitten half ich mir, wenn es galt, Zellen zu isoliren. Von Färbungsmitteln wurden angewendet: Boraxkarmin, Pikrokarmin, Methylgrün, Hämatoxilin und Safranin, letztere beiden erhielten den Vorzug. Was die Beobachtung anbelangt, so wurde dieselbe, wenn es galt, feinere Verhältnisse zu studiren, bei bestem Licht im Dunkelkasten ausgeführt. Ausser den oben genannten Arten, welche ich einer ganz speciellen, möglichst auf alle Einzelheiten gerichteten Untersuchung unterwarf, prüfte ich noch eine andere Anzahl von Formen nach Präparaten, welche mir von Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr.

[1]) Pl. XXX.
[2]) op. cit.

Weismann gütigst zur Verfügung gestellt wurden. Die Prüfung dieser Formen geschah hauptsächlich nur mit Rücksicht auf die Frage, ob ich berechtigt sei, einen der Hauptsache nach einheitlichen Verlauf der Spermatogenese für alle Hydroideen anzunehmen, oder ob sich etwa innerhalb dieser Gruppe wesentliche Verschiedenheiten nachweisen liessen. Hier sind zu nennen: Sertularella polyzonias, Plumularia echinulata, Plumularia halecioides, Gonothyraea Loveni, Cladocoryne floccosa, Eudendrium capillare und Hydractinia echinata. Bei einzelnen dieser Formen ergab sich von selbst noch die Nothwendigkeit einer etwas eingehenderen Betrachtung. Ich beginne mit:

Campanularia flexuosa.

Um zunächst die Frage nach der Herkunft der männlichen Geschlechtszellen zu berühren, welche nicht in den Gonophoren selbst ihren Ursprung nehmen, so stehen sich die Angaben von de Varenne und Weismann schroff gegenüber. Nach ersterem [1]) entstehen dieselben im Entoderm des Stammes, bevor noch Gonophoren auftreten, nach letzterem [2]) hingegen entstehen sie im Ektoderm des Blastostyls und der letzten Zweige, von welchen die Gonangien entspringen. Dort differenziren sie sich aus jungen Ektodermzellen.

Meine Befunde lassen mich die Ausführungen Weismann's durchaus bestätigen. Auch ich fand die primären Spermatoblasten im Ektoderm der letzten, gonangientragenden Zweige, sowie im Ektoderm des Blastostyls, niemals aber konnte ich ähnliehe Zellen im Entoderm bemerken, das letztere war vielmehr überall einschichtig. Tafel XII Fig. 1 zeigt einen solchen Zweig, Fig. 2 das ein wenig weiter oben an ihm entspringende Gonangium in seinem untern Theile dargestellt. Man sieht auf beiden Figuren die primären Spermatoblasten (*ks*) im Ektoderm liegen, scharf durch die Stützlamelle vom Entoderm geschieden. Sie zeichnen sich durch ihre bedeutendere Grösse und die Grösse ihrer Kerne vor den übrigen Ektodermzellen aus. Ihr Zellkörper ist sehr protoplasmareich und stark tingirbar, ihre Form verräth theilweise schon, dass sie sich in amöboider Bewegung befinden (besonders in Fig. 2), und zwar scheinen sie nicht nur auf der Stützlamelle, sondern selbst zwischen und mitten durch die andern Zellen des

[1]) Polypes hydraires, p. 57 § 1.
[2]) op. cit. p. 147.

Ektoderms hinzukriechen, wie dies auch von WEISMANN geschildert wurde. Die Kerne sind rundlich oder mehr oder minder oval und enthalten ein ziemlich grosses, wohlgefärbtes Kernkörperchen. Gemessen wurde die auf Fig. 1 zu oberst dargestellte Keimzelle: der Längsdurchmesser der Zelle beträgt 0,0152, ihr Querdurchmesser 0,0076 mm., der Durchmesser des Kernes beträgt etwa 0,0060, der des Kernkörperchens 0,0030 mm., die übrigen sind zum Theil etwas kleiner, zum Theil aber auch grösser [1]). Der auffallende Protoplasmareichthum, welchen die Keimzellen zeigen, so lange sie noch nicht in die Gonophoren eingewandert sind, dürfte ihnen jedenfalls bei der raschen Folge der Vermehrung zu Statten kommen, der sie nach jener Einwanderung in den Gonophoren unterworfen sind, um zur Bildung der Hodenmasse Anlass zu geben. In der That nimmt in den jüngsten Gonophoren die Menge der Keimzellen sehr bald erheblich zu, während dort die Zellen im Verhältniss zur Grösse des Kerns einen weniger umfangreichen protoplasmatischen Zellkörper besitzen. Ueberhaupt büsst das Protoplasma der Keimzellen immer mehr an Volumen ein, je weiter die Vermehrung derselben vorwärts schreitet, so dass man auf den spätern Entwicklungsstadien nur noch einen spärlichen Protoplasmaleib zu erkennen vermag. Auf Fig. 2 ist oben ein junges Gonophor mit bereits ziemlich beträchtlicher Hodenmasse sichtbar (*G*). Die Bildung der jungen Gonophoren wurde schon von WEISMANN näher beschrieben. In seltenen Fällen bemerkte derselbe an der Spitze der jungen Knospe eine glockenkernartige Anhäufung von Ektodermzellen, die jedoch für die weitere Bildung ganz bedeutungslos erscheint. Ein wirklicher Glockenkern im Sinne junger medusoider Knospen ist nicht vorhanden, ebensowenig kommt es zur Anlage einer Entodermlamelle. Die Gonophoren stellen hier also einfache, aus Ektoderm und Entoderm bestehende Sporophoren vor, deren Bildung auf eine Ausstülpung der Wand des Blastostyls zurückzuführen ist.[2])

Bereits frühzeitig lagern sich in das Ektoderm der sich emporstülpenden Knospe die jungen Spermatoblasten, welche bestimmt

---

[1]) Bei allen folgenden Massangaben werde ich bestrebt sein, mittlere Grössenmasse anzugeben. Absolute Masse lassen sich nicht aufführen, doch gelten die genannten Masse fast immer für die bei weitem grössere Mehrzahl der Zellen resp. Kerne des gemessenen Stadiums.

[2]) Bei weiblichen Gonophoren kommt es dagegen zur Bildung einer Entodermlamelle. Siehe WEISMANN: op. cit.

sind, die Hodenanlage zu bilden (Taf. XII Fig. 3 *j G*). Bei dem weiteren Wachsthum des Gonophors vermehren sich die Spermatoblasten bedeutend und stellen bald ein Spermarium dar, welches auf dem Längsschnitt von hufeisenförmiger Gestalt erscheint (Taf. XII, Fig. 3 *G 1 r* u. *G 2 l*). Die ursprünglichen Ektodermzellen der früheren Knospe ordnen sich später in zwei Lagen, deren eine die Hülle des Gonophors und damit zugleich den Epithelüberzug des Hodens bildet (*ect'*), während die andere sich über sämmtliche Gonophoren des Gonangiums als gemeinschaftliche Gonophorenhülle (*ect''*) hinzieht.

De Varenne lässt die von ihm beschriebenen entodermalen Keimzellen auch in das Entoderm des jungen Gonophors einrücken [1]) wo sich erst später die Hodenmasse gegen eine unterliegende, zum Theil neugebildete Lage entodermaler Geisselzellen abgrenzen soll. Ich kann nur sagen, dass ich weder im Entoderm des Blastostyls noch im Entoderm von Gonophorenknospen jemals Gebilde gesehen habe, die man für Keimzellen halten könnte, letztere liegen vielmehr von vornherein im Ektoderm und bleiben daselbst, wie dies von Weismann vollkommen richtig dargestellt wurde.

In Gonangien, welche bereits reifere Spermarien enthalten, sind die Gonophoren dem Alter nach derart angeordnet, dass die jüngsten an der Basis, die ältesten an der Spitze des Gonangiums dem Blastostyle aufsitzen (Taf. XII Fig. 3), allerdings befinden sich hierbei immer mehrere nahe bei einander stehende Gonophoren in nahezu gleichen Entwicklungszuständen. Im Vergleiche der Aufeinanderfolge der einzelnen Phasen bei der Entwicklung der Keimzellen ist hier jener Anordnung halber ein Irrthum unmöglich, ich habe deshalb auch aus praktischen Gründen Campanularia an die Spitze meiner Betrachtungen gestellt, obwohl ich die Untersuchungen selbst bei tubulariden Formen zuerst aufgenommen hatte.

Wie schon erwähnt, nimmt bei der Bildung der Gonophoren die ursprüngliche Grösse der Keimzellen infolge ihrer starken Ver-

---

[1]) op. cit. p. 59. „Un peu plus haut, à la base du Gonangium, on voit un diverticulum formé par l'endoderme, l'ectoderme et, entre les deux, la lamelle intermédiaire; l'endoderme du diverticulum est occupé par les cellules différenciées et la lamelle intermédiaire passe pardessus et les sépare nettement de l'ectoderme. Ces cellules mères des spermatozoïdes sont encore en contact immédiat avec la cavité gastro-vasculaire du diverticulum, qu' elles contribuent à délimiter". In der That bildet er sie auch dort ab.

mehrung etwas ab, und zwar ist es zuerst der Zellkörper, welcher an Protoplasmareichthum einbüsst, allmälig jedoch, je mächtiger sich die Masse des Hodens mit dem Wachsthum der Gonophoren entwickelt, erscheinen auch die Kerne der Spermatoblasten kleiner, ohne aber zunächst das Aussehen zu verlieren, das sie bisher characterisirte. Der Kern selbst ist hell und nimmt wenig oder gar keinen Farbstoff an, während er ein grosses und stark tingirbares Kernkörperchen besitzt, ein Kerngerüst ist selten schwach, meist gar nicht wahrnehmbar. Solche Keimzellen, dem Inhalt der Gonophoren *G 2 l* u. *G 1 r* der Figur 3 entsprechend, sind auf Fig. 4 *a* u. *b* abgebildet. Ihrer Form nach zu schliessen, sind sie auf diesen Stadien lebhaft amöboid, sie strecken oft einen oder mehrere längere Fortsätze aus. Das Protoplasma derselben ist wie das der jüngsten Spermatoblasten noch recht wohl färbbar. Die Kerne der kleinern (*b*) messen ca. 0,0038 mm. Bald aber, nachdem die Keimzellen durch ihre rapide Vermehrung das voluminöse Hodengewebe gebildet und dabei allmälig an Grösse abgenommen haben, tritt mit ihrer weitern Entwicklung eine chemische Veränderung in der Substanz der Kerne ein. Dieselbe langt darin zur Anschauung, dass der Kern weit grössere Anziehung auf Farbstoffe auszuüben beginnt als bisher. Während vorher das dunkel gefärbte Kernkörperchen sich gegen die übrige, hellere Substanz des Kerns scharf absetzte, übt jetzt der ganze Kern eine starke und ziemlich gleichmässige Anziehung auf die Farbstofflösung aus, sodass besonders bei Hämatoxilinfärbung der Kern in diesem Zustand meist intensiv dunkel gefärbt erscheint. Dass es sich dabei nicht um zufällige Färbungsunterschiede handelt, hat schon Weismann für die Gatt. Corydendrium hervorgehoben. Auf dem Schnitt durch ein Gonangium von Campanularia, welches diese verschiedenen Entwicklungsphasen der Spermatoblasten in seinen aufeinanderfolgenden Gonophoren enthält, fallen die Unterschiede in der Kernfärbung sofort auf (vergl. Fig. 3 *G 1 r* u. *G 2 r*) und treten besonders bei Anwendung von Hämatoxilin- oder Safraninfärbung schön hervor. Andererseits kann man auch beiderlei Kernzustände in einem einzigen Hoden bei einander finden (Fig. 3 *G 3 l* u. Fig. 4 *c*). Man sieht anfangs im Kern, namentlich an der Membran, Farbstoffklümpchen auftreten, die an Zahl und Ausdehnung gewinnen, bis der ganze Kern ziemlich gleichmässig den Farbstoff aufnimmt und ein homogenes Aussehen erhält. Genauer beobachtet wurden die Einzelheiten dieser Umbildung bei Tubularia, deren Kerne sich hierfür günstiger zeigten;

sie werden dort eingehender geschildert werden. Höchst wahrscheinlich tritt mit der chemischen Umwandlung eine geringe Verdichtung der Kernsubstanz ein; die Masse dieser Kerne schwanken ungefähr zwischen 0,0038 u. 0,0030 Mm., und zwar sind es gewöhnlich die kleinern, welche am intensivsten gefärbt erscheinen. Selbst bei starken Vergrösserungen zeigt sich der Kern in diesem Zustande völlig homogen und lässt keinerlei Struktur mehr erkennen. Das Protoplasma der Spermatoblasten, welches im Verlaufe der Vermehrung derselben mehr und mehr an Volumen abgenommen hat und jetzt nur noch als spärlicher Saum oder Anhang zu erkennen ist, verliert nunmehr im Gegensatz zum Kern seine bisherige Tinktionsfähigkeit (Fig. 4*d*) und färbt sich schwach, später gar nicht mehr. Es tritt also auch hier eine Umwandlung ein, vielleicht steht dieselbe mit der Veränderung der Kernsubstanz in engerem Zusammenhang. Die Gonophoren *G2r* u. *G4l* auf Fig. 3 enthalten Spermatoblasten, deren Kerne bereits sämmtlich in jenes Stadium hochgradiger Tinktionsfähigkeit eingetreten sind. Nur die Keimzellen sind es, welche diese Umwandlungen erleiden, die Zellen des Entoderms und der übrigen Gewebe werden nicht davon berührt.

Sobald die Spermatoblasten in das letzterwähnte Entwicklungsstadium eingetreten sind, findet keine Vermehrung der Keimzellen mehr statt zu Gunsten der weitern Volumenzunahme der Hodenmasse, wie dies im Wesentlichen bisher der Fall war, vielmehr ist die weitere Vermehrung sofort mit einem bedeutenderen Grössenverlust der Spermatoblasten verknüpft und leitet die Spermabildung ein.

Hie und da trifft man unter den dunkeln Spermatoblastkernen einige, welche sonderbare Bilder zeigen (Taf. XII Fig. 5*b*), Bilder, die wohl auf Reagentienwirkung und dadurch verursachte Zusammenballung der färbbaren Substanz zurückzuführen sein dürften. Ich erwähne sie hier nur, weil es ähnliche Verhältnisse vielleicht gewesen sind, welche ältere Autoren der Spermatogenese zur Annahme einer intranucleären Entstehung der Spermatozoen führten. In der That zeigen die oft eigenthümlich der Kernmembran anliegenden Ballen zuweilen eine gewisse Aehnlichkeit mit jugendlichen Köpfchen der Spermatozoen. Man kann indessen alle möglichen Uebergänge zu den gleichmässig dunkeln Kernen finden. Eine hellere Partie, die manchmal im Innern des dunkel gefärbten Kerns sichtbar ist (Fig. 5*a*), ist wohl gleichfalls auf Reagentien-

wirkung[1]) zurückzuführen. Auch erscheinen auf manchen, gewöhnlich älteren Hoden die Spermatoblastkerne zuweilen eigenthümlich einseitig gefärbt dadurch, dass sich die färbbare Substanz des Kerns ein wenig von der Kernmembran zurückgezogen hat (Fig. 5 *b*).

Die fernere Vermehrung der Keimzellen führt, wie schon erwähnt, zur Bildung der Spermatozoen und ist mit einer erheblichen Grössenabnahme verbunden. Die aus dieser Vermehrung resultirenden kleineren Spermatoblasten sind in den Gonophoren *G* 3 *r* und *G* 5 *l* Taf. XII Fig. 3 dargestellt, desgleichen bei stärkerer Vergrösserung auf Fig. 4 *e* derselben Tafel. Die Kerne derselben messen nur noch etwa 0,0015 Mm., die Gestalt des Kernes ist vorerst noch vollkommen rund, und das Protoplasma umgiebt ihn als zarter, ungefärbter, fast wasserklarer Saum. Auch hier übt der Kern eine starke und gleichmässige Anziehung auf die Farbstofflösungen aus. Die grösseren Spermatoblasten und ihre kleineren Abkömmlinge kann man zuweilen in einem Hoden bei einander finden (Fig. 5 *a*), sofern man denselben auf einem Stadium antrifft, in welchem der Uebergang der Keimzellen von einer Entwicklungsphase in die andere noch nicht beendet ist. Es kommt vor, dass der Hoden am Rande weiter in der Entwicklung fortgeschritten ist als in der Tiefe. Auf solchen Gonophoren, deren Spermarium zugleich verschiedene Entwicklungsphasen der Keimzellen in sich birgt, lassen sich häufig Bilder constatiren, welche auf Zelltheilungs- und Kerntheilungsvorgänge der Spermatoblasten hinweisen.

Im grossen Ganzen scheint bei Campanularia, wie ich gesehen habe und wie ein Blick auf das Gonangium Taf. XII Fig. 3 lehrt, die Entwicklung des Hodeninhaltes eines Gonophors ziemlich gleichmässig vorwärts zu schreiten, sodass wir in einem Spermarium die Spermatoblasten meist alle auf ein und derselben Entwicklungsphase antreffen. Allerdings sind auch Uebergangsstadien aufzufinden.

Die reifen Spermatozoen treffen wir in den obersten Gonophoren des ausgebildeten Gonangiums (Fig. 3 *G* 4 *r* und *G* 6 *l*). Die Kerne der kleinen Spermatoblasten verlieren ihre rundliche Gestalt und strecken sich in die Länge, um die schlanken Spermatozoenköpfchen zu bilden. Letztere sind von geringer Grösse und erscheinen stabförmig oder besser biskuitförmig mit leichter, aber

---

[1]) Behandlung mit verdünnter Salzsäure nach Hämatoxilinfärbung.

wohl bemerkbarer Einschnürung in der Mitte (Taf. XII Fig. 4*f*). Sie färben sich sehr intensiv und sind stark lichtbrechend. Die Länge der Köpfchen beträgt ca. 0,0030 Mm., während ihre Breite eine ganz geringe ist. Auf Schnitten durch reife Spermarien sieht man neben den gestreckten, biskuitförmigen Köpfchen auch Gruppen kleiner, rundlicher Kerne von sehr geringem Durchmesser (Fig. 4*f*), die ich für die Querschnitte (seien es optische, seien es wirkliche) von senkrecht zur Schnittfläche angeordneten Köpfchen ansprechen muss. Andererseits erscheinen auch manche Köpfchen von birnförmiger oder zapfenförmiger Gestalt, doch wird diese Täuschung durch den Blick auf die Schräglage des Köpfchens bewirkt. Dass die Köpfchen der reifen Hoden alle die oben angegebene Form besitzen, kann man am Besten an Präparaten sehen, die man in Nelkenöl macerirt, fein zerzupft und isolirt hat. Verursacht man durch leisen Druck auf das Deckgläschen eine Lagenveränderung der isolirten Köpfchen, so bemerkt man immer ihre characteristische Gestalt, sobald sie sich dem Auge in der Horizontallage präsentiren, während man sie bei weiterer Wendung in scheinbar zapfenförmige und rundliche Formen übergehen sieht. Diese Verhältnisse zu kennen ist nöthig, um vor Täuschungen in Bezug auf das Urtheil über die Umbildung der letzten Spermatoblasten zu den Köpfchen bewahrt zu bleiben. Wenn man zwei Spermarien, deren Inhalt den Stadien *e* und *f* der Fig. 4 Taf. XII entspricht, mit einander vergleicht, so könnte man meinen, dass die oben erwähnten, sehr kleinen, scheinbar runden Kerne, welche oft gruppenweise auf Stadium *f* angetroffen werden, als Theilungsproducte aus den Kernen und Spermatoblasten des vorhergehenden Stadiums (*e*) hervorgegangen seien, und dass sie erst die Köpfchen zu bilden hätten. Erhöht wird diese Täuschung noch dadurch, dass die Köpfchen, namentlich bei schwächerer Vergrösserung, durch ihre gracile Form einen viel zierlicheren Anblick gewähren, als die rundlichen compacteren Kerne der letzten Spermatoblasten (*e* und *f*). Ich glaube indessen mit Sicherheit eine abermalige Theilung der Spermatoblasten, wie sie die Gonophoren *G*5*l* und *G*3*r* der Figur 3 enthalten und wie sie grösser auf Fig. 4*e* abgebildet sind, ausschliessen zu können und bin vielmehr zu der Ueberzeugung gekommen, dass sie es sind, deren Kerne durch Veränderung ihrer Form die Köpfchen der Spermatozoen zu liefern haben, während das Protoplasma des kleinen Zellchens sich in den Schwanzfaden des Spermatozoons auszieht. Auf 6 nebeneinanderliegenden reifenden Gonophoren ein und desselben

Präparates lassen sich alle Uebergänge von der runden Kernform der kleinen Spermatoblasten bis zur vollkommen ausgebildeten schlanken Biskuitform des Köpfchens recht wohl verfolgen. In dem Spermarium des unteren Gonophors dieses Präparates bemerkt man nur Kerne, wie sie Fig. 4*e* zeigt, der folgende Hoden enthält gleichfalls zum bei weitem grössten Theile solche Kerne, dabei aber auch andere, die sich bereits etwas in die Länge gestreckt haben. Je mehr sich die Kerne strecken, desto graciler erscheinen sie. In den Spermarien der nächsten Gonophoren werden die gestreckten Kerne zahlreicher und erscheinen vorherrschend schlanker, bis endlich der Hoden der letzten, der Deckenplatte des Gonangiums zunächststehenden Gonophoren, fast nur gestreckte und biskuitförmig geschnürte Kerne — die nunmehrigen Köpfchen — zeigt. Nur eine geringe Anzahl zapfenförmiger bis rundlicher und dann sehr kleiner Kerne ist hier noch zu sehen, Formen, die jedoch, wie erwähnt, mit anderer Lagerungsweise der gestreckten Köpfchen in Verbindung zu bringen sind. Die Bilder *g* und *h* der Fig. 4, welche Hoden dieses Präparates entnommen sind, werden diese Uebergänge anschaulich machen. Keine einzige Erscheinung aber konnte ich auffinden, welche für eine erneute Theilung der kleinen Spermatoblasten (Fig. 3 *G*5*l* u. *G*3*r* und Fig. 4*e*) spräche, und wenn bei schwächerer Vergrösserung die Hoden der letzten Stadien scheinbar mit kleineren Kernen erfüllt sind (wie ich dies auf Fig. 3 darstellen musste), so beruht diese Täuschung eben auf der gracilen Form der Spermatozoenköpfchen. Dass vielleicht bei der Streckung noch eine geringe Verdichtung des Kerns mit im Spiele ist, mag durchaus nicht ausgeschlossen sein, die sehr intensive Färbung der Köpfchen würde eher dafür sprechen, eine abermalige Theilung jedoch muss ich nach dem Gesagten ausschliessen.

Das Protoplasma ist auf den letzten Entwicklungsstadien der Keimzellen fast wasserklar und nicht mehr färbbar. Der zarte Protoplasmasaum, welcher die Kerne der kleinen Spermatoblasten anfangs noch allseitig umgiebt, bevor sie sich in die Länge ausdehnen (Fig. 4*e*), verschmälert sich bei der Streckung des Kerns um denselben und erscheint mehr und mehr als einseitiger Anhang, der sich später im Laufe der weitern Streckung jedenfalls zum Schwanzfaden auszieht. Diese Meinung stützt sich auf Bilder, wie ich sie auf Taf. XII Fig. 8*b* wiedergegeben habe. Runde, sowie etwas gestreckte Kerne mit einseitigem Protoplasmaanhang trifft man häufig auf Schnitten oder noch besser auf Zupfpräparaten

reifender Hoden. Weniger schwierig erkennbar sind solche Formen, wenn das Protoplasma, wie dies ausnahmsweise vorkommt, noch etwas Farbstoff angenommen hat. Solche ausnahmsweise, wenn auch schwache Färbung des Protoplasma's unterstützt auch die Erkennung der Schwanzfäden, welche von den vollendeten Köpfchen ausgehen. Andernfalls muss das characteristische, allerdings chwache Lichtbrechungsvermögen des Protoplasmas auf diesen Stadien als Führer dienen. Die Schwänze der reifen Spermatozoen sind nicht gerade leicht und nur mit stärkeren Systemen wahrzunehmen. Die Bewegung des Schwanzes, welche seine Erkennung beim lebenden Sperma so wesentlich unterstützt, kommt ja leider bei conservirten Thieren in Wegfall. Durch die verschiedenen Manipulationen, welche bis zur Isolirung der kleinen Spermatozoen vorgenommen werden müssen, nehmen die zarten Schwanzanhänge natürlich ausserordentlich leicht Schaden; so kommt es, dass die meisten Köpfchen auf den Präparaten der Schwänze beraubt erscheinen oder doch nur kurze Schwanzstumme zeigen, und dass es nur selten gelingt, die Schwänze eine grössere Strecke weit zu verfolgen. In günstigen Fällen indessen ist der Schwanz doch noch recht wohl eine längere Strecke weit nachzuweisen, und wenn man ihn einmal erkannt hat, verliert man ihn nicht so leicht wieder aus dem Auge. Da, wo er sich an das Köpfchen ansetzt, erscheint der Schwanz am stärksten, obwohl von einem eigentlichen Halstheil keine Rede sein kann (Fig. 8*a*). Seine Länge übertrifft die des Köpfchens jedenfalls um ein Mehrfaches, allerdings blieb mir der Faden wohl nirgends in seiner ganzen Länge erhalten.

Was die Vermehrung der Spermatoblasten anbelangt, so geschieht dieselbe auf allen Stadien, auf denen überhaupt eine solche stattfindet, auf dem Wege der Zelltheilung verbunden mit indirecter Kerntheilung. Mehrkernige Spermatoblasten werden in der Regel nicht gebildet, doch trifft man zuweilen zwei-, selten auch dreikernige Zellen in Hoden, die wohl als unvollständig durchgeführte Zelltheilungen aufzufassen sind. Solche Zellen sind aber nur Ausnahmen, in der Regel repräsentirt jede Keimzelle eine einkernige Zelle. Kernfiguren, welche auf indirecte Kerntheilung hinweisen, konnte ich in ziemlich grosser Anzahl constatiren. Dieselben sind allerdings keineswegs gut erhalten und wären für das Studium der Kernfiguren selbst nicht gerade geeignet; auf dieses Studium kam es mir hier indessen weniger an, mein Hauptziel war vielmehr, mit Sicherheit nachzu-

weisen, wo überall Theilung stattfindet und auf welchem Wege dieselbe vor sich geht. Dass der Erhaltungszustand der Kernfiguren hier zu wünschen übrig lässt, ist schon bei der Kleinheit der Objecte nicht zu verwundern, andererseits kamen Conservirungsflüssigkeiten zur Anwendung, welche gern zur künstlichen Conglutinirung der Kernfiguren führen. Schädlich in dieser Hinsicht wirkt besonders auch der Alkohol[1]). Die Figuren, auf welche ich mich berufe, sind jedoch, wie aus den Zeichnungen zu ersehen ist, mit Bestimmtheit als Kernfiguren in Anspruch zu nehmen und lassen keine andere Deutung zu. Schon in den Spermarien der jüngsten Gonophoren, wie sie auf *G2l* und *G1r* der Fig. 3 Taf. XII dargestellt sind, treffen wir gar nicht selten Kerntheilungszustände an. Eine solche Kernfigur aus einem diesbezüglichen Hoden wurde auf Taf. XII Fig. 6*a* abgebildet, sie entspricht offenbar dem sog. Stadium der Tochterfiguren, deren Fäden hier nur durch Reagentienwirkung verklumpt sind[2]). Uebrigens lassen sich bei Anwendung von Immersion und sehr guter Beleuchtung noch recht wohl dunklere und hellere Partieen an den sonst scheinbar homogen aussehenden Figuren unterscheiden. Einen ähnlichen Kern habe ich auf derselben Figur unter dem Buchstaben *b* aus einem Hoden abgebildet, welcher dem Stadium *G3l* der Fig. 3 entspricht, daneben befindet sich eine zweikernige Zelle *(c)* aus demselben Stadium, wie solche ausnahmsweise anzutreffen sind. Eine andere Kernfigur, welche zweifellos der Phase der Aequatorialplatte *(e)* entspricht, ist gleichfalls einem Spermarium dieses Entwicklungszustandes entnommen. Auch hier unterscheidet man bei Anwendung von Immersion abwechselnd dunklere und hellere Partieen der scheinbar homogenen Platte. Die letzte Kernfigur endlich, welche auf diesem Bilde dargestellt ist *(f)*, repräsentirt eine Phase, bei welcher die Bestandtheile der Aequa-

---

[1]) Sonst ist ja der Alkohol ein sehr vortreffliches Aufbewahrungs- und Härtungsmittel, nur eignet er sich gerade für die reine Erhaltung dieser Verhältnisse, namentlich bei kleinern Kernen, nicht so gut. Meine Hydroidstöcke aber wurden ursprünglich nicht für die Zwecke von Kerntheilungsstudien conservirt.

[2]) Flemming weist öfter darauf hin, dass bei kleinen Kernen Tochterfiguren, Sterne und Aequatorialplatten ausserordentlich leicht durch die Reagentien verschrumpft und zu homogenen klumpigen Massen geballt werden. Siehe Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Archiv für mikroscop. Anatomie, Band 18, pag. 174, 181, 186, 216 etc.

torialplatte bereits auseinander gewichen sind, um die Tochterfiguren zu bilden [1]). Manchmal findet man auch Kerne, welche scheinbar mit vielen Kernkörperchen erfüllt sind *(d)*. Ich möchte diese Kerne gleichfalls mit der Vorbereitung auf die Kerntheilung in Beziehung bringen und glaube, dass es sich hier nicht um eigentliche Kernkörperchen, sondern um optische Durchschnitte von Fäden, eventuell um kleine verbackene Fadenschleifen handelt, welche bei der Kleinheit des Objectes nur den Anblick von Kernkörperchen vortäuschen. Auf manchen dieser scheinbar multinucleolären Kerne konnte ich in der That erkennbare Fäden und Fadenknäuel constatiren. Aehnliche Kerne finden sich übrigens hie und da in Spermarien verschiedener Entwicklungsstadien, auch zuweilen auf Hoden des Stadiums *G4l* der Fig. 3 Taf. XII. Hier erscheint alsdann die färbbare Substanz nicht mehr gleichmässig durch den Kern vertheilt, sondern parthieenweise knäuelförmig verschlungen. Der Kern verliert bei dieser Anordnung natürlich sein homogenes Aussehen [2]). Namentlich finden sich solche Kernformen auf diesem Stadium in Spermarien, welche zweierlei Spermatoblasten in sich bergen, d. h. deren Spermatoblasten zum Theil bereits infolge von Theilung in die nächstfolgende Entwicklungsphase eingetreten sind. Auch auf solchen Hoden ist die indirecte Kerntheilung noch anderweitig nachzuweisen (Fig. 7 *b*). Die Bilder der Fig. 7 Taf. XII sind diesem Stadium entnommen. Wir sehen unter *d* etliche jener Kerne dargestellt, welche ziemlich deutlich Knäuel erkennen lassen. Andere Bilder (*c*) geben den Eindruck wieder, wie man ihn von solchen Kernen erhält, sobald sie Knäuel oder Fadenbeschaffenheit ihrer färbbaren Substanz nicht mehr wahrnehmen lassen. Die auf Fig. 6 und 7 der Taf. XII abgebildeten Kernfiguren sind keineswegs die einzigen, welche ich bei Durchmusterung der verschiedenen Spermarien gesehen, vielmehr sind dieselben auf meinen zahlreichen Präparaten in grösserer Anzahl zu finden. Jedenfalls scheinen mir Kernfiguren in genügender

---

[1]) Vergl. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc., Archiv für mikrosc. Anatomie, Taf. 8, Fig. 25.

[2]) Ein solcher Verlust der Homogenität dunkler Kerne, welcher mit der Vorbereitung zur neuen Theilung in Zusammenhang steht, wurde auch von Van Beneden und Julin bei den Spermatogonien von Ascaris megalocephala beobachtet. Eine erneute Volumenzunahme, wie sie dort stattfindet, konnte ich hier allerdings nicht feststellen. Edouard van Beneden und Charles Julin, La Spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale.

Zahl vorhanden zu sein, um die Annahme eines andern Kerntheilungsmodus als den der sog. indirecten Kerntheilung bei der Vermehrung der Spermatoblasten hier überflüssig zu machen. Ich werde bei den Schlussbetrachtungen dieser Arbeit wieder darauf zurückkommen. Am häufigsten und zugleich auffallendsten sind die Bilder, wie sie auf Fig. 6 *a* und *b* zur Darstellung gelangten. In günstigen Fällen trifft man deren mehrere auf einem einzigen Schnitte. Gerade diese Figuren werden durch die Reagentien nicht leicht so weit entstellt werden können, dass sie etwa als Kernfiguren nicht mehr zu diagnosticiren wären, dies mag vielleicht auch die Ursache ihrer Häufigkeit sein. Von anderen Phasen konnte ich eben nur solche Bilder zur Beurtheilung heranziehen, die sich noch mit Sicherheit als Kernfiguren erkennen liessen. Die indirecte Kerntheilung wurde für alle Gonophoren nachgewiesen, auf denen eine Vermehrung der Spermatoblasten überhaupt stattfindet.

Den Spermatoblasten kommt, ihrer Form nach zu schliessen, eine amöboide Beweglichkeit zu. Dieselbe erlaubte den jüngsten Spermamutterzellen, von ihrer Keimstätte, dem Ektoderm der gonangientragenden Zweige und des Blastostyls, nach den Gonophorenknospen hinzuwandern und wird auch in den Gonophoren selbst beibehalten. De Varenne beschreibt dieselbe nach Beobachtungen am lebenden Gewebe für die Spermatoblasten aller Stadien [1]).

Auf Schnitten durch die ältesten Spermarien bemerken wir eine radiäre, ziemlich regelmässige Streifung. Dieselbe beruht auf feinen Fortsätzen, welche von der Stützlamelle her ausstrahlen und so den Inhalt des Hodens in pyramidale Gruppen abtheilen. Letztere stehen mit ihrer Spitze der Stützlamelle auf und sind mit ihrer Basis nach der Peripherie des Gonophors gerichtet. Diese Erscheinung wurde bereits von Weismann [2]) beschrieben. Der Beginn einer Strahlung der Stützlamelle macht sich schon auf frühern Stadien bemerkbar.

Jedes Spermarium functionirt nur einmal. Die Entleerung der Samenelemente wurde von Fraipont geschildert [3]). Ein klei-

[1]) De Varenne, op. cit. p. 71: „Les mouvements amöboides du protoplasma, qui entoure le noyau, se sont continués même jusqu'au moment, où il n'en restait qu'une faible couche. Il change sans cesse de forme."

[2]) Weismann, op. cit. p. 148.

[3]) Fraipont, Recherches sur l'organisation etc. Archives de

ner Druck verursacht den Riss der Hülle des Hodens. Zur selben Zeit, wo dieser Riss stattfindet, zerreisst die Cuticula der obern Aussenseite des Gonangiums und öffnet sich zu einem Munde, welcher den Geschlechtsstoffen den Durchgang frei macht[1]). Zur Zeit des Zerreissens der Hodenwandung wird sein Inhalt mit einer gewissen Kraft nach aussen geschleudert. Unmittelbar darauf beginnen die Spermatozoen im Contact mit dem Seewasser mit grosser Lebhaftigkeit nach allen Seiten hin vorzudringen. Der Schwanz des Spermatozoons ist nach FRAIPONT's Angaben sehr dünn und sehr lang, er misst bis zehn und zwölf Mal die Länge des Köpfchens.

Was den Bau der Gonophoren anbetrifft, so zieht ausser der speciellen epithelialen Ektodermhülle des Spermariums (Taf. XII Fig. 3 *ect'*) noch über sämmtliche Gonophoren des Gonangiums eine gemeinsame, gleichfalls ektodermale Gonophorenhülle hin *(ect'')*. An diesem zarten Epithelüberzug, welcher von Gonophor zu Gonophor übergreift, lässt sich die ausserordentliche Länge einzelner Epithelzellen oft recht schön beobachten. So sind auf Fig. 9 Taf. XII zwei Gonophoren mit einem Theile ihrer peripherischen Partieen abgebildet (es sind die Gonophoren *G1r* und *G2r* der Fig. 3 derselb. Tafel), zwischen denen auf dem Schnitt eine einzige, lange Epithelzelle die Brücke schlägt. Ich erwähne diesen Fall hier, weil es mir bei der Untersuchung anderer Formen zuweilen vorkam, dass ich statt eines Epithels streckenweise nur eine scheinbar cuticulare Membran verfolgen konnte, und doch handelte es sich in solchen Fällen um eine Strecke Epithels, dessen Kerne auf dem Schnitt nicht getroffen wurden. Solch' zarte und sich dabei weithin erstreckende Fortsätze von Epithelzellen können einem übrigens unter Umständen leicht entgehen, und daran mögen wohl auch die Behauptungen älterer Autoren Schuld tragen, welche bei Hydroiden Keimzellen an der Begrenzung der Leibeshöhle theilnehmen liessen.

Werfen wir noch einmal einen kurzen Rückblick auf die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei Campanularia! Die primären Spermatoblasten vermehren sich nach Ankunft in den Gonophoren beträchtlich, doch ist diese Vermehrung anfangs nur mit allmäliger Grössenabnahme der Keimzellen verbunden. Sie

---

Zoologie expérimentale et générale de Henri de Lacaze-Duthiers. Tome huitième. 1879 et 1880.

[1]) Demnach muss auch die Deckenplatte zerreissen.

geschieht Hand in Hand mit dem gleichzeitigen Wachsthum des Gonophors und veranlasst die Bildung einer voluminösen Hodenmasse. Mit der Vermehrung der Keimzellen vermindert sich fortgesetzt das Volumen ihres Protoplasmakörpers. Später, nachdem sich in den Kernen und alsbald auch im Protoplasma der Spermamutterzellen eine chemische Umwandlung vollzogen hat, nehmen sie, sobald sie sich weiter vermehren, sogleich beträchtlich an Grösse ab und geben kleinen Spermatoblasten den Ursprung, welche bestimmt sind, durch ihre Umbildung die Spermatozoen zu liefern. Das Köpfchen des Spermatozoons entstammt dem Kern, der Schwanzfaden dem Protoplasma der kleinen Samenbildner. Die Vermehrung der Keimzellen geschieht in den Spermarien der verschiedensten Entwicklungsstadien auf dem Wege der Zelltheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung.

Opercularella lacerata.

Ueber die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen bei Opercularella liegen bisher nur Nachrichten von WEISMANN[1]) vor. Meine Befunde weichen nicht von den Angaben dieses Forschers ab. Hatte bei Campanularia flexuosa DE VARENNE die männlichen Keimzellen irrthümlicher Weise vom Entoderm des Stockes her in die Gonophoren einwandern lassen, so liegt bei Opercularella die Keimstätte der männlichen Sexualzellen in der That im Entoderm und zwar theils in dem unteren Theile der kurzen Hydranthenstiele, von welchen die Gonangien entspringen, theils in dem Ast oder Stamm, dem der Hydranth aufsitzt. Taf. XII Fig. 10 stellt ein Stück der Seitenwand eines Zweiges unterhalb eines jungen Gonangiums im Längsschnitt dar. Die Keimzellen *(ks)* erblickt man in der Tiefe des Entoderms, sie begrenzen nicht die Leibeshöhle, sondern sind durch die epithelialen Entodermzellen von derselben getrennt[2]). Was die Herkunft der Keimzellen betrifft, so differenziren sie sich wahrscheinlich aus Zellelementen, die vom Ektoderm her eingewandert sind[3]). Ihrer Form nach zu schliessen, die sich zuweilen in spitze Fortsätze auszieht, sind die primären Spermatoblasten amöboid und wandern

---

1) WEISMANN, op. cit. p. 150.

2) Die Lücke zwischen Entoderm und Stützlamelle auf dem Schnitt ist künstlich.

3) Vergl. WEISMANN op. cit. Opercularella lacerata p. 152 und allgemeiner Theil p. 236 u. folg.

augenscheinlich im Zweige aufwärts. Wie die Form, so ist auch die Grösse dieser Zellen nicht immer ganz die gleiche. Der Kern [1]) derselben misst ungefähr 0,0060, sein Kernkörperchen 0,0023 Mm., der Protoplasmaleib einer dieser Zellen zeigte die Länge von 0,0114 und eine Breite von 0,0076 Mm. Die primären Keimzellen sind Zellen specifischen Characters, ihr Protoplasma ist lebhafter tingirbar, der ziemlich grosse, wohl contourirte Kern besitzt ein glänzendes, gegen die übrige Kernsubstanz scharf abgesetztes Kernkörperchen.

Die jungen Gonangien zeigen das Entoderm ihrer Seitenwände bereits von eingewanderten Spermatoblasten erfüllt, noch ehe es zur Bildung eines Gonophors gekommen ist (Taf. XII Fig. 11). Die Einwanderung der Keimzellen geschieht von dem Hydranthenstiele her, von welchem das Gonangium entspringt. Die Entodermkuppe am oberen Ende des Gonangiums, welche zur Bildung der Deckenplatte (*Dp*) Veranlassung giebt, bleibt immer frei von Keimzellen. Die die Entodermwand des jungen Gonangiums erfüllenden Spermatoblasten haben im Wesentlichen noch ihre geschilderten Eigenschaften beibehalten, nur haben sie in Folge von Vermehrung schon ein wenig an Grösse eingebüsst. Ihre Kerne messen noch circa 0,0046—0,0053 Mm., während das Mass der ganzen Zelle ungefähr 0,0076 Mm. beträgt. Die Zahl der Keimzellen im Entodermschlauch des Gonangiums nimmt rasch zu, indem immer neue Schaaren jener vom Stiel her in das Gonangium einwandern. In jedem Gonangium bildet sich nur ein einziges Gonophor. Bau und Bildung desselben sind von Weismann näher beschrieben worden. Die Seitenwand des Entodermschlauches schwillt sehr bald bedeutend an, und das Lumen verengt sich. Das Gonophor bildet sich als blindsackartige Ausstülpung des Blastostyls unterhalb der sich gleichfalls anlegenden Deckenplatte, und nun brechen die Keimzellen durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich in's Ektoderm. Dort umgeben sie massenweise zusammengehäuft als Spermarium den Spadix. Letzterer gabelt sich später. Weismann stellt auf seiner Tafel XXIV Fig. 3 ein junges Gonangium dar, in welchem die Hauptmasse der Spermatoblasten bereits die Stützlamelle des Spadix durchsetzt und das Spermarium

[1]) Am wenigsten differiren auf ein und demselben Stadium die Grössenmasse der Kerne, auf die ich deshalb bei dem Urtheil über Grössendifferenzen des Spermatoblasten in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung am meisten Rücksicht nehme. Dies gilt für alle von mir untersuchten Formen.

des Gonophors gebildet hat, während mehrere Nachzügler noch im Entoderm des Blastostyls oder im Spadix liegen.

Auch ich fand die Keimzellen im Ektoderm der jungen Gonophoren wieder. Dieselben haben sich dort ihrem Aussehen nach noch nicht weiter verändert, ebenso ist die Grösse der Zellen noch im Ganzen dieselbe geblieben, allenfalls hat der protoplasmatische Zellkörper bei der weitern Vermehrung im Verhältniss zum Kern an Grösse abgenommen; die Kerngrösse indessen ist die alte[1]). Im Hoden behalten die Keimzellen ihre amöboide Beweglichkeit noch bei, wie aus ihrer Form leicht zu ersehen ist. Das Protoplasma, welches noch wohl tingirbar ist, zeigt bei den verschiedenen Zellen eine verschiedene Gestaltung und entsendet oft einen oder mehrere spitze Fortsätze (Taf. XII Fig. 12*a*).

Bei dem weitern, rapiden Wachsthum des Gonophors und mit ihm des Hodens büssen die Spermatoblasten nach und nach an Grösse ein, ihre Kerne messen schliesslich nur noch ca. 0,0038 Mm. (Fig. 12*b*). Der Protoplasmaleib hat im Verhältniss zur Kerngrösse bedeutend abgenommen und zeigt sich später nur noch als schmaler Saum. Auch bei den männlichen Keimzellen von Opercularella vollzieht sich nunmehr eine chemische Umwandlung der Kernsubstanz, welche durch die starke Farbstoffannahme des Kerns zum Ausdruck kommt (Fig. 12*c* u. *d*), sodass der Kern allmälig ein gleichmässig homogenes Aussehen erlangt. Wie bei Campanularia finden sich hier nicht selten auf älterem Hoden Kerne dieses Stadiums, deren färbbare Substanz sich einseitig von der Membran zurückgezogen hat. In andern Fällen kommt es vor, dass der ganze Kern eine sichelförmige Gestaltung annimmt. Möglich, dass solche Formen (siehe 12*d*) mit einer gleichzeitigen Verdichtung der Kernsubstanz in Beziehung stehen. Das Mass der dunkel gewordenen Kerne beträgt etwa 0,0030--0,0038 Mm. Hand in Hand mit der chemischen Veränderung der Spermatoblastkerne geht eine solche des Protoplasma's, welch letzteres, im Gegensatz

[1]) Dass sich die Spermatoblasten bald nach ihrem Eintritt in's Ektoderm lebhaft vermehren, um das Volumen des Spermariums mehr und mehr zu vergrössern, unterliegt keinem Zweifel und lässt sich, abgesehen von der Zunahme der Hodenmasse, auch durch das Auffinden von Theilungszuständen nachweisen. Wenn also die Spermatoblasten dabei zunächst nicht wesentlich an Grösse einbüssen, so ist dies natürlich nur dadurch zu erklären, dass die bei der Vermehrung resultirenden Tochterzellen bald wieder die ursprüngliche Grösse ihrer Mutterzelle erreichen.

zu früher, nur noch eine schwache und bald gar keine Anziehung mehr auf die Farbstofflösungen ausübt.

Von nun ab verkleinern sich die Keimzellen bei fernerer Vermehrung sofort erheblich, während dies bisher nur nach und nach geschah. Ihre Vermehrung zu Gunsten der Volumzunahme des Hodens ist beendet, dieselbe führt nunmehr direct zur Spermabildung. Die Kerne der bei der erneuten Vermehrung resultirenden Spermatoblasten (Fig. 12*e*) messen nur noch 0,0015 Mm.; das helle, meist wasserklare und spärliche Protoplasma erscheint entweder als mehr oder minder schmaler Saum um die Kerne oder macht sich gar schon als einseitiges Anhängsel des Kerns bemerkbar. Die grösseren Keimzellen und ihre kleinen Abkömmlinge sind hier gleichfalls zuweilen in einem Spermarium bei einander zu treffen (Fig. 12*f*).

Was die Bildung der Köpfchen aus den Kernen der kleinen Spermatoblasten anbelangt, so lassen sich auch hier bei aufmerksamer Beobachtung und Vergleichung Uebergangsphasen recht wohl constatiren (Fig. 12*i*). Die anfangs runden Kerne sind auf ältern Hoden zum Theil schon in die Länge gestreckt, ohne aber zunächst noch irgend eine Einschnürung zu zeigen. Das spärliche Protoplasma erscheint alsdann fast immer schon einseitig angelagert. Je mehr sich die Kerne gestrekt haben, desto graciler ist ihre Form, bei den schlankeren unter ihnen bemerkt man auch bald eine leichte mittlere Einschnürung, und das Protoplasma erscheint auf der einen Seite fadenförmig ausgezogen. Die reifen Köpfchen ähneln durchaus denen von Campanularia. Wie bei jener Gattung ist ihre Form biskuitförmig und dabei sehr zierlich (Fig. 12*g*), in der Grösse stimmen sie gleichfalls mit den Köpfchen der genannten Gattung überein. Sie zeigen bei starker Färbbarkeit ein ziemlich hohes Lichtbrechungsvermögen. Ganz kleine runde Kerne, die man hie und da oft gruppenweise in reifen Hoden erblickt, sind auf den Anblick senkrecht zur Schnittfläche stehender Köpfchen zurückzuführen, andere erscheinen infolge ihrer Schräglage zapfen- oder birnförmig.

Die Schwänze der Spermatozoen sind auch hier schwer sichtbar, da sie sich nur in vereinzelten Fällen schwach tingiren, manchmal aber sind sie doch noch deutlich eine grössere Strecke weit zu verfolgen (Fig. 12*h*). Ihr Lichtbrechungsvermögen ist bedeutend schwächer als das der Köpfchen; an Länge übertreffen sie letzteres jedenfalls um ein Mehrfaches. Zuweilen gelingt es, die Fäden bündelweise zur Anschauung zu bringen.

Die Theilungsvorgänge der Spermatoblasten beruhen auf Zelltheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung. Mehrkernige Spermatoblasten werden in der Regel nicht gebildet, selten trifft man zweikernige Spermamutterzellen im Hoden an, vielmehr erscheinen sie als selbstständige Zellen individualisirt und behalten wie bei Campanularia ihre amöboide Beweglichkeit wohl durch alle Entwicklungsphasen bei. Figuren, welche auf indirecte Kerntheilung hinweisen, liessen sich auch hier in genügender Menge auffinden, und zwar aus den verschiedensten Entwicklungsstadien der Spermarien. Abgesehen von scheinbar multinucleolären Kernzuständen, die gleichfalls hier zuweilen angetroffen werden und jedenfalls auch mit der indirecten Kerntheilung in Beziehung zu bringen sind, finden sich Bilder, welche zweifellos als Kernfiguren zu deuten sind, wenngleich sie ihre ursprüngliche Fadenstruktur durch Verklumpung grösstentheils eingebüsst haben. Wie ausserordentlich leicht dies bei kleinen Kernen geschieht, ist bereits erwähnt worden. Unter den Kernbildern, welche die charakteristische Vertheilung und Anordnung der färbbaren Substanz mit Sicherheit als Figuren der indirecten Kerntheilung erkennen lässt, befinden sich sowohl solche, die eine äquatoriale Anordnung der färbbaren Substanz zeigen (Aequatorialplatte), als auch solche, deren Chromatin bereits zur Bildung der Polfiguren auseinandergerückt ist (Fig. 12*c*). Da die betr. Figuren denen von Campanularia entsprechen, so brauche ich nur auf jene zu verweisen (Taf. XII Fig. 6). Die indirecte Kerntheilung wurde auch bei Opercularella auf allen Entwicklungsstadien gefunden, auf denen überhaupt eine Vermehrung der Spermatoblasten stattfindet.

Die Deckenplatte des Gonangiums ist mit der Vergrösserung des Gonophors und der Hodenmasse einem immer stärkern Druck ausgesetzt. Je voluminöser sich Gonophor und Hoden entfalten, desto mehr zusammengedrängt und desto dünner erscheinen die Bestandtheile der Deckenplatte, sodass man auf ältern Gonangien ihre Gewebe meist nicht mehr deutlich auseinander halten kann. Schliefslich, nach völligem Ablauf der Spermatogenese und damit verbundener Reife des Hodens wird die Deckenplatte durch die empordrängende Hodenmasse gesprengt, und das Spermarium tritt theilweise aus dem Gonangium heraus. Nun dürfen nur noch die gleichfalls sehr dünn gewordenen Hüllen des Gonophors an irgend einer Stelle reissen, und der Entleerung des Sperma's steht nichts mehr im Wege. Das Gonangium bildet kein zweites Gonophor weiter, es functionirt nur einmal und degenerirt dann.

Pennaria Cavolinii.

Pennaria Cavolinii wurde in Bezug auf die Architektonik seines Stockes, den Bau seiner Gonophoren und den Ursprung der Geschlechtszellen gleichfalls von WEISMANN [1]) genauer untersucht und beschrieben. Er fand, dass männliche wie weibliche Keimzellen aus Elementen des Glockenkerns hervorgehen und mithin wie dieser ektodermalen Ursprungs sind. WEISMANN untersuchte speciell die Entstehung und den Bau der weiblichen Gonophoren, fügt aber seinen Schilderungen zugleich hinzu, dass die Entwicklungsgeschichte der männlichen Gonophoren der Hauptsache nach mit der der weiblichen zusammenfalle.

In der That ist die Uebereinstimmung eine grosse und erstreckt sich selbst auf das Aussehen der primären Keimzellen, sodass man längere Zeit hindurch nach dem blossen Anblick des Schnittes nicht angeben könnte, ob man ein männliches oder ein weibliches Gonophor vor sich habe. Die Gonophoren der diöcischen Stöcke besitzen einen medusoiden Bau, und nach KÖLLIKER's [2]) Angaben sind die männlichen sogar mit Augenflecken versehen. Eine eigentliche Glockenhöhle ist kaum noch vorhanden, dennoch sollen die ältesten Gonophoren sich vom Stocke loslösen und schwache Schwimmbewegungen ausführen. Nach WEISMANN zerfallen die Hydranthen des Stockes in Haupthydranthen (= die grösseren Endhydranthen des Stammes und der Seitenäste) und Seitenhydranthen, nur die letzteren bringen Gonophoren hervor. Diese entspringen vom Köpfchen des Hydranthen innerhalb des Kreises der aboralen Tentakeln zu zwei bis vier, so aber, dass dieselben nicht gleichalterig sind, sondern eines in der Regel bedeutend weiter entwickelt ist als die andern. Man findet im grossen Ganzen die ältesten Gonophoren an denjenigen Seitenhydranthen, welche der Ursprungsstelle des Zweiges am nächsten stehen, während an den entfernteren (und jüngern) Hydranthen noch weniger entwickelte Gonophoren hervorsprossen.

Die erste Anlage des männlichen Gonophors besteht in einer sackförmigen Ausstülpung, an der sich beide Keimblätter sowie die zwischenliegende Stützlamelle betheiligen. Frühzeitig schon macht sich an der Spitze dieser Ausstülpung eine Wucherung des Ektoderms geltend, von welcher aus der Anstoss zur Bildung eines

---

1) WEISMANN op. cit. p. 122.

2) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. IV, 1853 p. 303.

Glockenkerns gegeben wird. Die Zellen des Glockenkerns drängen bei ihrer fortgesetzten Vermehrung das unterliegende Entoderm vor sich her (Taf. XII Fig. 13), sodass sich letzteres gegen die Höhlung des Sackes mehr und mehr einbiegt und zur Bildung der Entodermlamelle (*entl*), sowie durch die spätere Verwachsung in den Interradien zur Entstehung der anfangs noch mit weitem Lumen versehenen Radiärkanäle Veranlassung giebt. Im Glockenkern tritt secundär eine Glockenhöhle auf, welche später durch den empordringenden Spadix zum Theil wieder verdrängt werden kann. Der Glockenkern enthält die Urkeimzellen, seine bisher noch gleichartigen Zellen differenziren sich bei der weitern Entwicklung in die specifischen Keimzellen und die Epithelzellen des Hodens und der Subumbrella. Die Zellen des Glockenkerns zeigen einen polygonalen und ziemlich wohl tingirbaren protoplasmatischen Zellkörper, der hellere Kern derselben besitzt ein stark sich färbendes, deutlich hervortretendes Kernkörperchen. Die Scheidung dieser Zellen in Keimzellen und Epithelzellen macht sich zuerst zu jener Zeit bemerkbar, in welcher von der unterliegenden Entodermkuppe her der Spadix sich emporzuwölben beginnt (Taf. XIII Fig. 15). Die der Entodermlamelle und den Radiärkanälen zunächst liegenden Zellen des Glockenkerns platten sich nun ab, um das künftige Subumbrellarepithel (*eps*) zu liefern. Auch die übrigen Zellen des Glockenkerns zeigen bereits einen zweifach verschiedenen Habitus. Während eine grössere Anzahl von ihnen ihren bisherigen indifferenten Character noch beibehalten hat, machen sich die eigentlichen Keimzellen schon durch stärkere Farbstoffanziehung ihres plasmareichen Zellkörpers bemerkbar (*kz* Fig. 15) und zwar sind dies besonders die in der Tiefe des Glockenkerns liegenden Zellen. Die Kerne der Keimzellen erscheinen meist schärfer umschrieben als die der übrigen Zellen und behalten die Eigenschaft der prägnanteren Kernfärbung auch in der Folge bei. Diese primären Spermatoblasten ähneln in ihrem Aussehen durchaus den jungen weiblichen Keimzellen derselben Art.

Von dem übrigen noch indifferenten Theil des Glockenkerns liefern später die der Peripherie zunächst liegenden Zellen den Epithelüberzug des Hodens, während die innere Partie der Glockenkernzellen vollends in die Bildung der primären Spermatoblasten eingeht. Das Subumbrellarepithel ging aus dem obern Blatt des Glockenkerns hervor, der Hoden und sein Epithel entstammen dem untern Blatt. Auf einem weitern Entwicklungsstadium ist

diese Differenzirung der Zellen des ursprünglichen Glockenkerns bereits vollendet, und das junge Spermarium mit seinem Epithelüberzug gebildet. Der Spadix ragt in der Mitte des Spermariums weit empor, überhaupt zeigt uns das junge Gonophor nach Beendigung jener Prozesse schon im Wesentlichen alle Charactere seines medusoiden Baues, und ein Querschnitt durch dieses Stadium (Taf. XIII Fig. 16) erinnert durchaus an den Querschnitt einer echten Meduse. Ein dicker Mantel von Spermatoblasten, deren wohlgefärbter Zellkörper auf dem Schnitt polygonal erscheint, und deren Kern sich noch durch den Besitz eines einzigen, scharf hervortretenden Kernkörperchens auszeichnet, umhüllt den Spadix (*Ho*). Die Keimzellen besitzen etwa eine Grösse von 0,0076 Mm., ihre Kerne messen ca. 0,0060 Mm. Es waren die Keimzellen von vornherein nicht viel grösser, doch zeigte ihr Zellkörper anfangs mehr Protaplasmareichthum. Die frühzeitig voluminöse Anlage des Hodens bedingt eine starke Reduktion der Glockenhöhle, welche so schmal ist, dass sie auf Schnitten oft scheinbar verschwindet, und der zarte Epithelüberzug des Manubriums (Hodenepithel *Hep*) fast unmittelbar dem Epithel der Subumbrella (*sbu*) anliegt (Fig. 16). Auffallend ist die quadratische Gestalt, welche bei jungen Gonophoren das Manubrium in seiner Totalität auf dem Querschnitt zeigt.

Bei dem weitern bedeutenden Wachsthum des Gonophors vergrössert sich auch die Masse des Hodens durch Vermehrung der Spermatoblasten. Trotz dieser lebhaften Vermehrung nehmen die Spermatoblasten nur ganz allmälig an Grösse ab, vor allem aber büssen sie zunächst an Protoplasmareichthum ein. Auf Schnitten durch ältere Gonophoren, auf welchen das Spermarium beträchtlich herangewachsen ist, sind die Keimzellen etwas kleiner geworden, haben sich aber sonst noch nicht weiter verändert. Später indessen gehen bei Pennaria die Kerne der Spermatoblasten gleichfalls jene chemische Veränderung ihrer Substanz ein, welche sich in bedeutend erhöhter Anziehung der Farbstofflösung geltend macht. Man sieht die Farbstoffklümpchen zuerst an der Membran auftreten, die Kerne erhalten dadurch ein eigenthümlich grob granulirtes Aussehen, welches gleichfalls häufig an multinucleoläre Zustände erinnert und mit solchen nicht verwechselt werden darf (Tafel XIII Fig. 17). Die Farbstoffklümpchen gewinnen mehr und mehr an Ausdehnung, zuletzt erscheinen die Kerne ganz gleichmässig mit Farbstoff erfüllt und gewähren auch bei stärkster Vergrösserung einen homogenen Anblick (Taf. XIII Fig. 18). Umge-

kehrt verliert jetzt die nur noch dünne Protoplasmalage der Keimzellen ihre bisherige Tinktionsfähigkeit und erscheint fast gar nicht mehr gefärbt. Auf Fig. 18 *a* wurde ein Stück eines solchen Gonophors dargestellt, dessen Spermatoblasten die erwähnten Umwandlungen eingegangen sind, rechts davon sind einige dieser Keimzellen bei stärkerer Vergrösserung abgebildet (18 *b*).

Nach Vollendung des Hodenwachsthums ist die weitere Theilung der Spermatoblasten sofort mit einer erheblichen Verkleinerung der Abkömmlinge verbunden und bezeichnet den eigentlichen Beginn der Spermabildung. Es scheint, dass die Keimzellen eines erwachsenen Hodens sich beinahe zu gleicher Zeit auf diese Theilung vorbereiten, und dass der ganze Hoden die Theilungsprocesse seiner reifenden Keimzellen sehr rasch hinter einander zum Abschluss bringt. Man findet nämlich entweder Spermarien, deren Inhalt nach dem letztgeschilderten Stadium (Fig. 18) entspricht, oder man findet solche, deren Keimzellen bereits sämmtlich in die nächstfolgende Entwicklungsphase eingetreten sind und kleinen Samenbildnern den Ursprung gegeben haben (Taf. XIII Fig. 19), fast nie aber trifft man beiderlei Zellformen in einem Hoden beisammen, wie solches bei den vorher beschriebenen Arten nicht allzu selten der Fall war.

Kernfiguren, welche auf indirecte Theilung der Spermatoblasten hinweisen, finden sich auch bei Pennaria; zwei von diesen, eine Pol- und eine Aequatorialfigur habe ich auf Taf. XII Fig. 14 abgebildet, von der Darstellung der übrigen konnte ich absehen, da sie einen ganz ähnlichen Anblick gewähren[1]). Die Theilung der Spermatoblasten ist also auch bei Pennaria mit indirecter Kerntheilung verbunden.

Anscheinend multinucleoläre Kernzustände finden sich vereinzelt bei Keimzellen früherer Stadien, sie werden auch mit indirecter Theilung in Beziehung zu bringen sein. Zweikernige Spermatoblasten giebt es ausnahmsweise auf verschiedenen Stadien, in der Regel aber ist jede Keimzelle eine selbständige Zelle mit einem Kern.

Die Keimzellen des erwachsenen Hodens geben also bei ihrer Theilung kleinen Spermatoblasten den Ursprung (Taf. XIII Fig. 19 und 20 *a*), deren Kern nur noch eine Grösse von etwa 0,0015 Mm. besitzt, gleichfalls eine starke Anziehung auf Farbstoffe äussert

---

[1]) Bezüglich der Erhaltung dieser Figuren gilt das bei den vorigen Arten Gesagte.

und ganz homogen erscheint. Dieser Kern ist von einem zarten, hellen Protoplasmasaum umgeben. Es versteht sich auch hier, dass jene gleichmässig gefärbten Kerne der grössern Mutterzellen ihre Homogenität vor der erneuten Theilung verlieren, da sie bei derselben die characteristische Substanzanordnung indirecter Theilungsphasen zeigen. Ganz reife Gonophoren habe ich nicht vor mir gehabt, es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Geschlechtsstoffe ihre volle Reife erst nach Loslösung der medusoiden Geschlechtsperson erreichen. In der That ist eine solche Loslösung von Geschlechtspersonen bei Pennaria beobachtet worden [1]), allerdings ohne Feststellung des Geschlechtes, doch dürfte sie am ersten wohl, wenn sie nicht beiden Geschlechtern eigenthümlich sein sollte, den mit Augenflecken versehenen Männchen zukommen. Der Mangel ganz ausgereifter Gonophoren an männlichen Stöcken würde dafür sprechen.

Die geschilderten kleinen Spermatoblasten theilen sich jedenfalls nicht weiter, sondern gehen selbst in die Bildung der Spermatozoen ein, wie dies bei den erstbeschriebenen Arten der Fall war. Die Beobachtung widerspricht dieser Meinung nicht. Auf den ältesten Gonophoren, die ich finden konnte, und deren Inhalt ich zerzupfte, traf ich nicht selten Kerne, die sich ein wenig gestreckt hatten. Ihr Protoplasmasaum liess zuweilen bereits eine Art Schwanzfortsatz erkennen (Taf. XIII Fig. 20*b* u. *c*). Die definitive Gestalt des Köpfchens konnte ich jedoch nicht sicherstellen, vielleicht aber entsprechen die kleinen birnförmigen Kerne (20*c*), welche ich hie und da traf, schon den fertigen Köpfchen.

Die Entleerung des Sperma's dürfte nach Dehiscenz des Hodenepithels durch den Glockenmund erfolgen.

Die Stützlamelle, welche in den Polypen manchmal eine beträchtliche Dicke erreicht, ist in den Gonophoren ausserordentlich dünn.

Clava squamata.

Die Gonophoren von Clava squamata scheinen, wenn man sie auf reiferen Stadien flüchtig betrachtet, einfache, doppelwandige Sporophoren zu sein, deren Medusenähnlichkeit fast vollständig geschwunden ist. Dennoch lässt sich an sehr gut erhaltenen Exemplaren ihr medusoider Bau auch im Alter noch nachweisen, und ganz unzweifelhaften Aufschluss über denselben giebt die Entwick-

[1]) Weismann, op. cit.

lungsgeschichte des Gonophors. Diese sowohl als die Herkunft der Geschlechtszellen wurde schon von WEISMANN [1]) eingehender studirt. Nach dessen Schilderung entstammen die männlichen Sexualzellen den Zellen des Glockenkerns [2]) und sind wie dieser ektodermalen Ursprungs. Meine Untersuchungen lassen mich diese Angabe bestätigen.

An der Spitze der jungen Gonophorenknospe macht sich frühzeitig eine Einwucherung des Ektoderms gegen das Entoderm hin geltend, welche zur Bildung des Glockenkerns führt (Taf. XIII Fig. 21 *Glk*). In diesem ist gleichfalls sehr früh eine Glockenhöhle bemerkbar (*Glh*). Durch das Vordringen des Glockenkerns kommt es zur Entstehung der ihn umgebenden Entodermlamelle (*entl*), die hier indess keine Radiäikanäle mehr anlegt, sondern sehr bald eine einschichtige Zellenlage darstellt. Wie gegen das äussere Ektoderm, so ist sie auch gegen den Glockenkern hin durch eine feine hyaline Stützlamelle (*st*) abgegrenzt. Der Glockenkern, welcher anfangs seinen Zusammenhang mit dem Ektoderm noch bewahrt hatte (Fig. 21), wird allmälig von der Entodermlamelle völlig umwachsen, und zwar geschieht dies fast zu gleicher Zeit mit der Erhebung des Spadix von der unterliegenden Entodermkuppe her (Fig. 22). Nun scheiden sich die noch indifferenten Urkeimzellen des Glockenkerns in Epithelzellen und eigentliche Keimzellen (*kz*), und zwar liefert das obere Blatt des Glockenkerns ein Epithel, welches dem Subumbrellarepithel einer Meduse entspricht (*sbu*), während das Spermarium (*Ho*) mit seinem Epithelüberzug (*Hep*) aus dem untern Blatt hervorgeht (Fig. 22). Wir sehen, dass bei den Gonophoren von Clava noch zahlreiche Anklänge an den Bau einer Meduse vorhanden sind.

Die Epithelzellen nehmen eine flachere Form an und pflegen weniger plasmareich zu sein als die Keimzellen des jungen Hodens. Diese sind specifischen Characters, färben sich wohl, erscheinen besser contourirt und besitzen Kerne mit einfachem, meist scharf hervortretendem Kernkörperchen.

Mit dem Wachsthum des Gonophors vergrössert sich auch das Volumen der Hodenmasse bedeutend (Taf. XIII Fig. 23), trotz ihrer regen Vermehrung aber nehmen die Spermatoblasten nur langsam an Grösse ab, und zwar auch hier zunächst auf Kosten

---

[1]) op. cit. p. 21.

[2]) Anders verhalten sich die weiblichen Geschlechtszellen derselben Art. Siehe WEISMANN op. cit. p. 23.

des protoplasmatischen Zellkörpers, doch zeigen später auch die Kerne eine etwas geringere Grösse. Ihren Character ändern die Keimzellen in dieser Zeit nicht wesentlich, abgesehen davon, dass man zuweilen Kernzustände bei ihnen findet, welche auf Theilung hinweisen.

Der Epithelüberzug des Hodens und jenes andere Epithel, welches der Epithelauskleidung der Subumbrella entspricht, schliessen dicht aneinander an und sind bei weiterm Wachsthum des Gonophors nicht mehr in ihrem ganzen Verlaufe auseinanderzuhalten. Am deutlichsten bemerkt man ihre ursprüngliche Zweiheit an der Spitze des Gonophors, wo sich das Hodenepithel gegen den Spadix hin einsenkt, und wo zwischen beiden Epithelien ein Rest der Glockenhöhle bemerkbar ist (Taf. XIII Fig. 23 u. 24 *Glh*).

Sobald das Gonophor herangewachsen ist, geht die Substanz der Spermatoblastkerne jene chemische Umwandlung ein, welche sich in ziemlich starker und gleichmässiger Anziehung der Farbstoffe [1]) geltend macht (Taf. XIII Fig. 24 u. Fig. 25 *a*). Ein Unterschied von Nucleolen, hellerer Kernsubstanz etc. sowie sonstige Strukturverhältnisse sind im Kern nicht mehr wahrzunehmen. Umgekehrt verliert der Protoplasmakörper der Keimzelle die Fähigkeit, Farbstoffe anzunehmen und erscheint ganz hell. Derselbe hat mit der Vermehrung der Spermatoblasten an Umfang beträchtlich eingebüsst und stellt sich hier nur noch als ungefärbter spärlicher Saum oder Anhang dar, ist aber immerhin noch wohl nachweisbar, wenn es auch bei schwächerer Vergrösserung erscheint, als wäre der Hoden lediglich von dunkeln Kernen erfüllt. Gegenseitige Abgrenzung der Zellen ist gleichfalls noch erkennbar. Verdichtung der Kernsubstanz dürfte bei der erwähnten chemischen Umwandlung in geringem Maasse mit in's Spiel kommen. Bevor oder während der Kern in diese Umwandlung eintritt, gewährt er ein eigenthümliches grobgranulirtes Aussehen (Fig. 25 *b*). Der Farbstoff erfüllt ihn allmälig mehr und mehr und lässt ihn schliesslich völlig homogen erscheinen.

Von der folgenden Theilung, welche die Spermabildung einleitet, und bei welcher die Abkömmlinge der Spermatoblasten sich beträchtlich verkleinern, wird immer eine grössere Partie von Keimzellen fast zu gleicher Zeit ergriffen, ja im ganzen Spermarium selbst müssen diese Processe in ziemlich kurzer Zeit hin-

[1]) Eine hellere mittlere Partie, die man hie und da bei solchen Kernen bemerkt, ist jedenfalls auf Reagentienwirkung zurückzuführen.

tereinander sich abspielen, da man die Spermatoblasten eines Hodens häufig alle auf ein und derselben Entwicklungsphase antrifft. Zuweilen aber gehen auch die Keimzellen schichtenweise die Theilung ein, man findet nämlich Spermarien, deren peripherische Partieen bereits aus kleinen Spermatoblasten bestehen, während weiter nach innen noch die grösseren Spermamutterzellen liegen (Taf. XIII Fig. 26). Der äussere Mantel hat also bereits die Theilungsprocesse durchlaufen, während die innere Lage noch nicht von denselben erfasst worden ist. Uebrigens sind diese Schichten hier keineswegs scharf gegen einander abgesetzt.

Auf den reiferen Gonophoren endlich sehen wir das Spermarium ganz mit jenen kleinen Zellchen erfüllt, wie wir sie schon bei den vorigen Arten angetroffen haben (Fig. 27 *a* u. *c*). Der ungefärbte, häufig einseitig gelagerte, feine Protoplasmasaum beginnt sich bald in die Länge zu ziehen (Taf. XIII Fig. 28 *a*). Es sind diese kleinen Spermatoblasten bestimmt die Spermatozoen zu liefern. Sie stehen, wie dies schon WEISMANN schilderte, kettenförmig miteinander in Zusammenhang (Taf. XIII Fig. 27 *b*). Um das Köpfchen des Spermatozoons zu bilden, streckt sich der ursprünglich runde Kern der kleinen Keimzelle und nimmt birnförmige Gestalt an, sein dickeres Ende bildet den obern Theil des Köpfchens, während der feine Faden von einem äusserst zarten Protoplasmasaum am entgegengesetzten Pole ausgeht. Das Protoplasma der letzten Stadien färbt sich nicht mit, und der Faden ist deshalb ziemlich schwer wahrzunehmen, doch konnte ich ihn zuweilen eine längere Strecke weit verfolgen (Fig. 28 *b*). Uebrigens bildet WEISMANN [1]) die Spermatozoen von Clava nach lebenden Exemplaren ab; auch aus seinen Bildern ersieht man, dass der Schwanz gegenüber dem Köpfchen eine ansehnliche Länge aufweist.

Die Kerntheilung der Spermatoblasten geht, wie bei den bisher betrachteten Formen, auf dem Wege der indirecten Kerntheilung vor sich, man trifft sowohl Aequatorial- als Polfiguren an, von denen ich einige auf Taf. XIV Fig. 29 *b* abgebildet habe. Diese Figuren sind theils jüngern, theils ältern Stadien entnommen. Abgesehen von dem vereinzelten Vorkommen zweikerniger Spermatoblasten, stellen die Keimzellen auf allen Stadien selbständige Einzelzellen mit Kern und zugehörigem Protoplasmakörper dar.

Eigenthümlich ist das von WEISMANN zuerst beobachtete Vor-

---

[1]) op. cit. Taf. V, Fig. 12 *C*.

kommen von Nesselzellen im Hoden von Clava (Taf. XIII Fig. 24*nk*), über deren Herkunft ich leider nicht völlig in's Reine kommen konnte, da sie auf Schnitten durch gehärtete jüngere Gonophoren ziemlich selten unverletzt bleiben, und Zupfpräparate in dieser Beziehung nichts lehren können. Vielleicht sind es eine Anzahl von Ektodermzellen des ursprünglichen Glockenkerns, welche bei der Anlage des jungen Hodens nicht mit in die Bildung von Keimzellen eingehen, sondern ein Stroma liefern, in welchem jene Nesselkapseln zur Entwicklung kommen. Ein solches Stroma ist allerdings nachweisbar, indem man im Hoden zuweilen Zellen bemerkt, die einen andern Habitus als die Keimzellen zeigen und blassere, weniger markirte Kerne besitzen. Die Möglichkeit, dass die Nesselzellen von der äusseren Ektodermhülle her in den Hoden gelangen, ist indess nicht auszuschliessen, doch würden sie in diesem Falle erst die Entodermlamelle passiren müssen, was mir nicht gerade allzu wahrscheinlich erscheint. Eine Einwanderung derselben in den Glockenkern, so lange dieser noch nicht vom Entoderm umschlossen wird, ist gleichfalls nicht anzunehmen, da die Nesselzellen im Hoden eine Zeit lang an Zahl zunehmen, differenzirte Nesselzellen aber wohl schwerlich die Fähigkeit der Vermehrung noch besitzen. Somit gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, dass die Bildung von Nesselkapseln von Zellen jenes Stroma's ausgehen wird, welches den Hoden durchsetzt und jedenfalls wie der ganze Glockenkern ektodermaler Abstammung ist.

Die Erhebung des Spadix, welcher in der Mitte des Gonophors aufsteigt, ist manchmal verschieden hoch. Selten wird er bei mehr einseitiger Entwicklung der Hodenmasse etwas seitwärts gedrängt. Eine Verästelung desselben kommt nicht vor.

Die Entleerung der Spermatozoen dürfte bei Clava nach Zerreissen der am ausgebildeten Gonophor stellenweise sehr dünn gewordenen Gonophorenwand erfolgen.

Tubularia mesembryanthemum.

Bei Tubularia mesembryanthemum sprossen die medusoiden Gonophoren an der Basis des aboralen Tentakelkreises vom Hydranthenköpfchen und zwar an besondern Gonophorenträgern, hohlen und verästelten Stielen, hervor. Weismann[1]) untersuchte auch diese Art auf die Genese der Keimzellen und berichtet, dass beiderlei Geschlechtszellen aus dem ektodermalen Glocken-

[1]) op. cit. p. 127.

kern hervorgehen. Ich fand bei meinen Untersuchungen männlicher Gonophorenknospen die Angaben des genannten Forschers vollkommen zutreffend.

Der Glockenkern giebt durch sein Vordringen Veranlassung zur Bildung einer Entodermlamelle (Taf. XIII Fig. 30 u. 31 *entl*) diese beginnt den Glockenkern mehr und mehr zu umwachsen, doch umschliesst sie ihn nicht völlig wie bei Clava. Ursprünglich war der Glockenkern vollkommen solid, bald aber ist in ihm eine secundär durch Auseinanderweichen der Zellen entstehende Höhlung zu bemerken (Fig. 31 *Glh*). Sobald der Spadix sich gegen den Glockenkern erhebt, kommt es zur primären Hodenanlage dadurch, dass eine Differenzirung der Urkeimzellen des Glockenkerns in eigentliche Keimzellen und Epithelzellen beginnt. Beiderlei Zellen zeichnen sich schon durch ihr verschiedenes Verhalten zur Farbstofflösung aus. Die Keimzellen tingiren sich im Allgemeinen lebhafter, als die blassern Epithelzellen, ihre Kerne erscheinen schärfer umschrieben als die jener. [1]) Auf Querschnitten sieht man, dass es immer der innere, dem Spadix zunächst liegende Mantel ist, dessen Zellen die erwähnte Beschaffenheit zeigen (Fig. 32 *Kz*). Zwischen den künftigen Keimzellen können anfangs einzelne Zellen noch indifferenten Characters liegen (*z*). Die der Entodermlamelle zunächst liegenden Zellen des Glockenkerns platten sich später ab und führen zur Bildung des Subumbrellarepithels. In gleicher Weise bildet die folgende Zellenlage an der Peripherie der Hodenanlage ein zweites Epithel, welches das Keimlager des jungen Spermariums überzieht. Die Kerne der Spermatoblasten besitzen auch hier anfangs ein grösseres gegenüber der hellern Kernsubstanz wohl hervortretendes Kernkörperchen.

Gonophor und Hoden wachsen allmählig bedeutend heran, die Keimzellen aber nehmen trotz ihrer rapiden Vermehrung nur sehr wenig an Grösse ab und treten vorläufig in keine neue Entwicklungsphase ein (Taf. XIII Fig. 33). Zwischen Hodenepithel (*Hep*) und Subumbrella (*sbu*) lassen sich zuweilen Rudimente einer Glockenhöhle (*Glh*) erkennen. Meist aber wird dieselbe völlig durch das voluminöse Spermarium ausgefüllt.

---

[1]) Auch hier handelt es sich überall nicht um zufällige Färbungsverschiedenheiten, denn auf Schnitten anderer Gonophoren des gleichen Stadiums treten immer wieder die ähnlichen Bilder auf, zudem erblickt man solche Unterschiede, gleichviel ob man Karmin- oder Hämatoxilinfärbung anwendet, sie müssen also in der chemischen Beschaffenheit der Zellen begründet sein.

Sobald der Hoden herangewachsen, machen die Spermatoblastkerne eine Umwandlung durch, welche sich durch erhöhte und ziemlich gleichmässige Farbstoffanziehung bekundet. Diese Umwandlung konnte hier in ihren Details verfolgt werden, sie geht aus vom Kerngerüst. Während auf früheren Stadien ein Kerngerüst meist gar nicht oder doch nur schwach nachweisbar war, wird dasselbe nunmehr chromatinreicher und zeigt sich deutlich gefärbt. Man sieht bei starker Vergrösserung (Zeiss $\frac{1}{18}$ homogene. Immersion, Abbé'scher Beleuchtungsapparat) meist vier färbbare Stränge vom Nucleolus nach der Kernmembran hin verlaufen (Taf. XIV Fig. 41*a* und *b*). Die Stränge färben sich allmählig immer stärker; je chromatinreicher und je stärker sie erscheinen, desto mehr büsst das Kernkörperchen an Deutlichkeit ein (vergl. *a*, *b* und *c*). Es scheint demnach, dass dieses sein Chromatin allmählig an das Gerüst abgiebt. Nun zieht sich das Gerüst nach und nach an die Membran zurück (*e*, *f*, *g*), so dass der Kern im Innern hell bleibt (*g*). An der Membran, jedenfalls im Zusammenhang mit dem sich dort ausbreitenden Kerngerüst, sieht man einige Chromatinballen erscheinen (*g*, *h*). Diese nehmen an Umfang zu und erscheinen mehr und mehr homogen (*h*, *i*), der Kern nimmt den Farbstoff nun immer lebhafter auf und zeigt sich schliesslich immer gleichmässiger gefärbt, bis er sich auch den stärksten Vergrösserungen völlig homogen repräsentirt (*i* bis *l*). Sobald diese Verhältnisse nicht deutlich wahrnehmbar sind, so häufig unter Wasserimmersion und namentlich bei schwächerer Vergrösserung, erscheint der Kern während dieses Umwandlungsprocesses grob granulirt (*m* u. *n*) oder von scheinbar multinucleolärem Aussehen, wie dies auf den Figuren 34, 38, 39 und 40 dargestellt werden musste. In dieser Weise erschienen auch derartige Kerne bei den bisher beschriebenen Arten, wo diese Verhältnisse der Beobachtung nicht so günstig waren, und wurden dort so abgebildet. Es kann indessen wohl kein Zweifel herrschen, dass dort dieselben Processe obwalten. Eine ganz ähnliche Umwandlung der Kernsubstanz wurde von VAN BENEDEN ET JULIN[1]) bei den Spermatogonien von Ascaris megalocephala geschildert, es scheint, dass wir es hier mit einem allgemeiner verbreiteten gesetzmässigen Processe zu thun haben. Eine Reduction der Kerne, wie sie dort geschildert, sowie eine nachträgliche Grössen-

---

[1]) La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale, p. 12.

zunahme[1]) der Zelle nach Verlust der Homogenität des Kernes kann ich an meinen Objecten allerdings nicht constatiren.

Das geringe Protoplasma der Keimzelle zeigt nach Umwandlung des Kerns gar keine Tinktionsfähigkeit mehr.

Zumeist schon an dieser Umwandlung, sowie an den weitern Entwicklungsvorgängen der Spermatoblasten betheiligt sich übrigens bei Tubularia nicht der ganze Hoden gleichzeitig, sondern es gehen die Keimzellen mehr oder minder regelmässig schichten- oder zonenweise in diese Vorgänge ein. Diese Zonen erscheinen, namentlich wenn man die Schnitte bei schwächerer Vergrösserung betrachtet, manchmal sogar ziemlich scharf gegeneinander abgegrenzt (Taf. XIV Fig. 34 u. ff.). Immer ist es ein äusserer, der Peripherie des Hodens zunächst liegender Gürtel, welcher in der Entwicklung voranschreitet und welcher zuerst in die Spermabildung eingeht, die Zellen dieser Zone werden fast zu gleicher Zeit oder doch rasch hintereinander von der folgenden Vermehrung erfasst, einer Vermehrung, aus der vorerst die Bildung kleiner Spermatoblasten resultirt (Fig. 35 *ks''*).

Von Theilungszuständen sind bei Tubularia gleichfalls hauptsächlich Pol- und Aequatorialfiguren nachzuweisen. Ich erwähnte schon, dass gerade diese Phasen durch die auffallende Gruppiruug der färbbaren Substanz am leichtesten als Kernbilder erkennbar sind, während andere bei der Kleinheit der Kerne nicht immer mehr mit Sicherheit als Kerntheilungsfiguren zu diagnosticiren sind. Da es mir indessen hauptsächlich darauf ankam, das allgemeinere Vorkommen der indirecten Theilung im Hoden überhaupt festzustellen, so konnte ich jene füglich unberücksichtigt lassen.

Ich habe keine Belege dafür erhalten können, dass die kleinen Spermatoblasten, wie sie auf Taf. XIV Fig. 35 *ks''* abgebildet sind, sich etwa noch weiter vermehrten, ich glaube vielmehr, dass sie direct an der Bildung der Spermatozoen theilnehmen. Allerdings könnte ein Schnitt, wie er auf Taf. XIV Fig. 37 dargestellt ist, die gegentheilige Ansicht erwecken. Man sieht hier eine äussere Lage kleiner Zellchen mit intensiv gefärbtem und schon stark lichtbrechendem Kern (*ks'''*), deren ungefärbter Protoplasmasaum häufig als einseitiger Anhang erscheint, dazwischen aber schieben sich noch Reste jener kleinen Spermatoblasten (*ks''*) ein, wie sie die vorige Figur zeigte, und welche Abkömmlinge der grössern Spermatoblasten (*ks'*) sind, wie solche noch der dem Spadix auf-

[1]) op. cit. p. 16.

liegenden tiefern Zone des abgebildeten Schnittes angehören. Allein man muss im Auge behalten, dass sich die Kerne der mit *ks'''* bezeichneten kleinsten Zellchen bedeutend intensiver färben als die Kerne der sich zwischen sie einschiebenden mit *ks''* bezeichneten Spermatoblasten (siehe auch Taf. XIV Fig. 42 *b* und *c*), dass also die Möglichkeit vorliegt, es seien letztere aus ersteren durch Veränderung bezügl. Verdichtung der Kerne hervorgegangen. In der That bestehen hier solche Verdichtungsvorgänge, wie sie auch anderwärts bei der Umbildung des Kerns beobachtet worden sind. [1]) Ich fand mehrfach Präparate, welche alle Uebergangsformen zwischen beiderlei Kernzuständen zeigten, und zwar nahm die Intensität der Färbung und des Lichtbrechungsvermögens mit der Kleinheit der Kerne allmälig zu, so dass man ersieht, es geht die Grössenabnahme des Kerns Hand in Hand mit der Veränderung seiner Substanz; die Spermatoblastkerne werden diesmal kleiner, ohne eine neue Theilung einzugehen. Für eine weitere Theilung finden sich keinerlei Beweise. Die geschilderte Veränderung und Grössenabnahme des Spermatoblastkernes hängt zusammen mit der Köpfchenbildung. Auf Taf. XIV Fig. 37 hat noch nicht der ganze äussere Mantel diese Umbildung [2]) erlitten, auf Fig. 36 ist dieselbe vollendet und bereits der Anfang zur Spermatozoenbildung gemacht. Die kleinen, anfänglich noch rundlichen, intensiv gefärbten und stark lichtbrechenden Kerne zeigen bald einen spärlichen, einseitigen, protoplasmatischen Anhang, der sich in einen dünneren, häufig eine Strecke weit verfolgbaren Faden auszieht (Fig. 42 *c* und *d*). Die ältesten Spermatozoen, welche ich finden konnte, besassen birnförmige Köpfchen mit zartem Protoplasmasaum an der Unterseite und mehr oder minder langem Schwanzfaden, der auch hier ungefärbt bleibt und deshalb nicht immer leicht erkennbar ist. Sein Lichtbrechungsvermögen ist im Gegensatz zu dem des Köpfchens ein schwaches und gleicht dem Lichtbrechungsvermögen des Protoplasmas, wie es die Spermatoblasten der letzten Stadien zeigen. Auf feinen Schnitten erscheint es zuweilen, als ob die Spermatozoen in mehr oder minder regelmässigen Zügen radiär nach der Glockenwand zu gerichtet wären (Fig. 36).

---

[1]) z. B. Nussbaum: Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte etc. p. 160.

[2]) Uebergänge in mehr oder minder grosser Zahl lassen sich übrigens auf allen solchen Präparaten ermitteln.

Trotzdem Tubularia sessile Gonophoren erzeugt, konnte ich doch niemals solche finden, deren Hodeninhalt etwa vollständig ausgereift wäre, immer bestanden die tieferen, dem Spadix zunächst liegenden Partieen noch aus grösseren Keimzellen, und von diesen waren wiederum die am Grunde des Spadix liegenden Zellen in Bezug auf ihre Entwicklungsphase am weitesten zurück. Der peripherische Mantel der reifen Spermatozoen dürfte jedenfalls früher durch den Glockenmund entleert werden, als die unterliegenden Keimzellen selbst in der Spermabildung eingegangen sind. Hiermit stimmt die Beobachtung WEISMANN'S,[1]) dass im Innern der Glocke, wenn das Sperma theilweise schon durch den Glockenmund entleert ist, freier Raum bleibt, in welchem man dann Massen von Spermatozoen umherwimmeln sieht. Eine ähnliche partieenweise und wiederholte Entleerung des Sperma's wurde auch von KLEINENBERG bei Hydra angetroffen.

Was die Entwicklung der Gonophoren von Tubularia mesembryanthemum betrifft, so bringt die Entodermlamelle ein Lumen von Radiärkanälen überhaupt nicht mehr zur Anlage. Ganz ausnahmsweise indessen habe ich junge männliche Gonophoren gefunden, bei denen eine solche Anlage sich noch nachweisen liess, ja ein weibliches Gonophor ist mir vorgekommen, bei welchem selbst auf einer fortgeschrittneren Entwicklungsstufe die Lumina der Radiärkanäle deutlich vorhanden waren. Es erscheint mir dieser in seltenen Fällen vorkommende individuelle Rückschlag auf die einstige Medusenform interessant genug, um ihn hier zu erwähnen.

Obwohl die Entwicklung des Hodeninhalts bei Tubularia im Allgemeinen zonenweise vorwärts schreitet, so geschieht dies doch nicht immer ganz regelmässig, sondern man trifft auch zuweilen mitten unter den Spermatoblasten früherer Entwicklungsstadien vereinzelte Gruppen späterer Stadien inselförmig eingelagert. Schnitte, welche dies zeigen, sind auf Fig. 38 und 39 der Taf. XIV abgebildet. Allerdings dürfte dann wohl die Weiterentwicklung der benachbarten älteren Spermatoblasten nicht lange mehr auf sich warten lassen. Fig. 40 zeigt uns ein Gonophor, dessen Hoden zugleich drei verschiedene Entwicklungsstadien in aufeinander folgenden Zonen aufweist. Derartige Bilder sind auf ältern Gonophoren durchaus nicht selten anzutreffen.

Blasse, anders als die Keimzellen geartete Zellen findet man

---

[1]) op. cit. p. 128.

hie und da, allerdings spärlich, in reiferen Hoden, sie scheinen eine Art Stroma darzustellen.

Podocoryne carnea.

Podocoryne carnea ist eine von denjenigen Tubularien, deren Polypencolonien sich ablösende, freischwimmende Medusen hervorbringen. Ich war deshalb nicht im Stande, bei dieser Art die Entwicklung der Keimzellen durch alle Stadien hindurch zu verfolgen, sondern konnte diesen Vorgängen nur soweit nachgehen, als dieselben ablaufen, während die junge Meduse sich noch nicht vom Blastostyl losgelöst hat. Mein besonderes Augenmerk habe ich darum bei dieser Gattung auf die erste Bildung des Hodens, sowie auf die Genese der Keimzellen gerichtet, über welch' letztere bisher die total von einander abweichenden Angaben von de Varenne und Weismann vorlagen.

Nach ersterem entstehen, die primären Spermamutterzellen aus Entodermzellen des Blastostyls, nach letzterem aus dem Ektodermüberzug des Manubriums der jungen Meduse. Die primären Spermamutterzellen, welche de Varenne beschreibt, sollen durchaus jungen Eizellen derselben Art ähneln. Seine Abbildungen stimmen damit überein. Sowohl im Entoderm des Blastostyls als in dem der jungen Medusenknospen, welche de Varenne auf verschiedenen Stadien der Entwicklung dargestellt hat, sieht man diese eizellenartigen Gebilde liegen. Später soll die Hodenmasse das Entoderm des Manubriums einnehmen und anfangs sogar in Contact mit der Leibeshöhle stehen, doch findet sehr bald, nach seiner Beschreibung, eine Reconstitution des epithelialen Entoderms statt, das sich nun durch eine stützlamellenartige Membran gegen die Hodenmasse absetzt. Zu gleicher Zeit sollen die eigentliche Stützlamelle und das Ektoderm des Manubriums sehr dünn werden und als einfache Membran über den Hoden weglaufen. Wenn man diese Phänomene nicht von Anfang an verfolgt hat, sagt de Varenne, könnte man jetzt glauben, dass das Spermarium im Ektoderm des Manubriums liege, und dass die männlichen Geschlechtsproducte ektodermalen Ursprungs seien. Ganz anders, wie gesagt, lauten die Schilderungen Weismann's. Derselbe verlegt die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen in eine viel spätere Zeit und an einen ganz andern Ort, nämlich das Ektoderm des emporwachsenden Manubriums der Knospe.

Die jüngsten Knospen, welche ich bei meiner eigenen Untersuchung antraf, repräsentiren sackförmige Ausstülpungen des

Blastostyls, noch ohne jede Anlage des Glockenkerns, die sich aber bald in einer Wucherung des Ektoderms an der Spitze der Knospe geltend macht (Tafel XIV Fig. 43 *W*), Das Entoderm dieser Knospen ist ebenso wie das des Blastostyls durchaus einschichtig, von Gebilden, wie sie DE VARENNE beschrieben und dargestellt hat, ist nirgends etwas darin zu sehen. Auf ein wenig weiter entwickelten Knospen (Fig. 44) hat sich der Glockenkern (*Glk*) bereits gebildet, die Glockenhöhle (*Glh*) ist als secundär in ihm entstehende Spalte angelegt (ursprünglich ist der Glockenkern solid). Auch hier ist das Entoderm der Knospe überall einschichtig, interstitielle Zellelemente des Entoderms, die etwa von diesem her in den Glockenkern einwandern könnten, sind nirgends bemerkbar. Jene Zellen, welche DE VARENNE für dieses Stadium in der unter dem Glockenkern befindlichen Entodermlage (*entk*) abgebildet hat,[1]) sind mir auf keinem einzigen Schnitt zu Gesicht gekommen. Die strenge Einschichtigkeit des Entoderms gilt auch noch für das folgende Stadium (Fig. 45). Die Knospe ist gewachsen, und die Glockenhöhle hat sich bedeutend erweitert, schon beginnt sich die künftige Subumbrella anzulegen (*sbu*). An der Spitze der Knospe, wo sich später die Ocellarbulben bilden werden, zeigt sich eine ektodermale Wucherung. Der Ektodermüberzug des spätern Manubriums, welches wir bereits durch eine leichte Erhebung angedeutet sehen, ist gleichfalls noch vollkommen einschichtig (*ect'*); derselbe bezeichnet die künftige Keimstätte.

Nochmals hebe ich hervor, dass nicht nur das unterliegende Entoderm des sich empor wölbenden Spadix, in welchem auch hier DE VARENNE seine eizellenähnlichen Spermamutterzellen abbildet[2]), noch ganz und gar einschichtig ist, sondern ebenso auch die übrige Entodermauskleidung der Knospe. Wenn Zellen vom Entoderm her nach der spätern Keimstätte gelangen sollten, so müssten sie in der That auf diesem und den vorhergehenden Stadien zu treffen sein[3]), da solche Zellen aber auf Serien feinster Schnitte durch diese Stadien niemals angetroffen werden, so ist eine entodermale Herkunft der männlichen Keimzel-

[1]) Und welche seiner Figur nach deutlich erkennbar sein müssten (Taf. XXXVII Fig. 3 und 4).

[2]) op. cit. Taf. XXXVII Fig. 5.

[3]) So verhält es sich denn auch bei der nahe verwandten Hydractinia echinata, deren Keimzellen aus dem Entoderm her in den Glockenkern wandern. Siehe WEISMANN: op. cit. p. 79.

len mit Sicherheit auszuschliessen. Ich bemerke, dass ich entscheidenden Werth hier auf Schnittserien gelegt habe, welche durch ein und dieselbe Knospe angefertigt worden waren, sodass also von einem Uebersehen primärer Keimzellen oder auch nur von Zellen, die man als solche verdächtigen könnte, keine Rede sein kann.

Sobald der Spadix etwa bis zur Hälfte seiner künftigen Höhe emporgewachsen ist, macht sich die erste Anlage des Hodens bemerkbar. Von den Ektodermzellen des Manubriums treten einige grösser und protoplasmareicher hervor (Taf. XIV Fig. 46 *kz*), sie zeichnen sich ferner vor den benachbarten Zellen durch eine differente Beschaffenheit ihrer Kerne aus, welche nicht nur grösser sind, sondern auch schärfer contourirt erscheinen als die Kerne der Nachbarzellen. Ihr Kernkörperchen ist gleichfalls ziemlich gross, stark tingirbar und wohl gegen die hellere Kernsubstanz abgesetzt. Dies sind die primären männlichen Keimzellen. Sie stehen anfangs noch in Reih und Glied mit den übrigen Zellen des Ektodermüberzuges am Manubrium und begrenzen wie diese die Glockenhöhle. Es scheint mir dies Verhältniss gleichfalls beachtenswerth zu sein. Wären die Keimzellen vom Entoderm her eingewandert, so würden sie schwerlich in Reih und Glied mit den Ektodermzellen des Manubriums stehen und an der Begrenzung der Glockenhöhle theilnehmen, sondern jedenfalls in der Tiefe des Ektoderms verharren, durch dessen überliegende Epithelzellen ohne Weiteres geschützt. So aber muss es erst nachträglich noch zur Bildung eines schützenden Hodenepithels kommen. Zwischen den Keimzellen können sich anfangs noch indifferente Zellen des Ektodermüberzuges befinden. In diesem Stadium ist derselbe also, obwohl er bereits die primären Keimzellen enthält, noch einschichtig. In der Nachbarschaft der Keimstätte erhalten seine Zellen einen epithelialen Character (*eps*).

Schon auf diesem Stadium zuweilen bemerkt man, wie die benachbarten Epithelzellen anfangen, die Keimstätte zu überwachsen, um das künftige Hodenepithel zu bilden (Fig. 46 *Hep*). Die Bildung eines Schutzepithels für das Keimlager findet demnach frühzeitig statt, und zwar geht sie aus von den der Keimstätte benachbarten Epithelzellen. Dieser Bildungsmodus des Hodenepithels dürfte für alle Medusen in Anspruch zu nehmen sein, deren Keimstätte ihre ursprüngliche Lage am Ektoderm des Manubriums bewahrt hat. Eine Umbildung schon differenzirter

Spermatoblasten an der Peripherie des Hodens zu einem schützenden Epithel darf man wohl für alle Fälle ausschliessen.

Das Entoderm des Spadix ist zur Zeit der frühesten Hodenanlage allerdings nicht mehr durchweg einschichtig, vielmehr macht sich an seinem distalen Ende eine Wucherung der Zellen (*W*) bemerkbar. Gerade am proximalen Ende aber, wo der Hoden sich bildet, ist das unterliegende Entoderm noch einschichtig, und Zellen, die etwa Keimzellen ähneln und in's Ektoderm auswandern könnten, sind in der Nähe der primären Bildungsstätte des Hodens durchaus nicht zu bemerken. Wie schon WEISMANN mit Recht betont hat, hängt die entodermale Zellwucherung am distalen Ende des Spadix auf diesen und den nächstfolgenden Stadien offenbar mit dem raschen Wachsthum des Spadix zusammen.

Bald wird die Hodenanlage durch Vermehrung der primären Spermatoblasten mehrschichtig (Taf. XIV Fig. 47 *Ho*) und zeigt sich nun völlig vom Epithel (*Hep*) überwachsen. Die Keimzellen ändern bis zur Loslösung der Meduse ihren ursprünglichen Character nicht wesentlich, ihre weitere Entwicklung durchlaufen sie später, und die Reifung der Spermaelemente wird jedenfalls erst längere Zeit nach der Lösung eintreten. Bei den ältern zur Loslösung fast reifen Knospen (Taf. XIV Fig. 48) liegt der Hoden in Gestalt vier interradialer Wülste am Manubrium, reicht aber nicht bis zum distalen Ende desselben. In den Radien setzt sich das Hodenepithel in das einschichtige Ektodermepithel des Manubriums fort (*eps*).

Wie wir gesehen haben, muss ich mich nach meinen Befunden den Angaben WEISMANN's vollkommen anschliessen. Auch ich fand, dass die primären männlichen Keimzellen bei Podocoryne sich aus Ektodermzellen des jungen Manubriums differenziren, dass sie fortwährend ihre ektodermale Lage beibehalten, und dass auch eine etwaige Einwanderung vom Entoderm her nicht statt hat. Wie DE VARENNE zu seinen Irrthümern gelangte, ist mir nicht recht erklärbar, vielleicht hat derselbe junge weibliche Knospen vor sich gehabt.[1]) Seine Schilderungen aber von der ento-

[1]) Die weiblichen Keimzellen von Podocoryne differenziren sich allerdings im Entoderm und wandern später in's Ektoderm des sich emporwölbenden Manubriums aus. Da hierin die Angaben DE VARENNES von denen WEISMANN's ebenfalls abweichen, so unterwarf ich auch weibliche Knospen einer näheren Prüfung und gelangte abermals zu einer Bestätigung der WEISMANN'schen Resultate.

dermalen Lage des älteren Hodens, von der Reconstitution des unterliegenden Entoderms etc., wie er sie entsprechend übrigens auch für Campanularia flexuosa entwirft, muss ich in's Bereich der Phantasie verweisen.

An die bisher besprochenen Arten schliesse ich jene an, welche ich auf Uebereinstimmung in Bezug auf den allgemeinen Gang der Spermatogenese prüfte, ohne sie jedoch nochmals einer speciellen auf die Details dieser Vorgänge gerichteten Untersuchung zu unterwerfen.

Sertularella polyzonias.

Die männlichen Geschlechtszellen, welche auf ihre Genese von Weismann untersucht wurden, differenziren sich im Entoderm des Stammes und der Aeste. Weismann hob auch zuerst hervor, dass im Gonangium ein eigentliches Gonophor im Sinne einer morphologischen Individualität hier nicht existirt, sondern dass der Blastostyl selbst die Geschlechtsprodukte enthält und zur Reife bringt. Oft liegen drei solcher Pseudogonophoren auf verschiedenen Entwicklungsstadien in einem Gonangium, junge Gonangien zeigen deren erst eines. Das unterste jener Gonophoren enthält Spermatoblasten, welche hinsichtlich ihrer Gestalt und Grösse, sowie der Beschaffenheit ihrer Kerne und des Zellkörpers durchaus an die jüngern Spermatoblasten der übrigen Campanularien erinnern. Aehnliche Keimzellen wie im jungen Hoden findet man im Entoderm des Stammes wieder, nur dass sie gewöhnlich jene hier noch an Grösse übertreffen. Die Gestalt der erwähnten Zellen deutet auf amöboide Beweglichkeit hin.

Die Spermatoblasten vermehren sich lebhaft auf dem Wege der Zweitheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung. Später im reifern Hoden machen sie gleichfalls die bekannte Umwandlung durch, welche durch erhöhte Farbstoffannahme der Kerne zum Ausdruck kommt, während das Protoplasma seine Tinktionsfähigkeit verliert. Vorher gewinnen sie auch hier durch die lebhaftere Farbstoffannahme bei schwächerer Vergrösserung ein granulirtes Aussehen und tingiren sich allmälig immer dunkler und gleichmässiger. Die Spermatozoen im reifern Hoden sind, wie dies auch von Weismann angegeben wurde, nesterweise gruppirt und in eine Art Stroma eingebettet, um dessen kugelige Maschenräume die Köpfchen sich ordnen. Die letzteren sind stabförmige Gebilde, deren Protoplasmafaden auf dem Präparat sehr schwer zur Anschauung zu bringen ist. Kernfiguren (sehr häufig fand ich

hier Aequatorialplatten) finden sich nicht nur zahlreich im Hoden selbst, sondern ich erblickte solche auch bei den noch im Entoderm des Stammes befindlichen Spermatoblasten, ein Zeichen, dass die primären Keimzellen sich bereits vermehren können, ehe sie in die Spermarien gelangen.

Der Hoden bleibt hier dauernd im Entoderm des Blastostyls, die Spermatoblasten durchlaufen dort ihre Entwicklungsstadien, ohne dass sie ins Ektoderm übertreten. Wenn die Keimzellen das Ziel ihrer Wanderung erreicht haben und das Spermarium im Blastostyl sich gebildet hat, grenzt es sich allerdings später gegen die untere, die Leibeshöhle des Blastostyls umschliessende Lage von endodermalen Geisselzellen ab, indem zwischen dieser und der Hodenmasse eine feine hyaline Membran abgeschieden wird, eine Art secundärer Stützlamelle. Obwohl der Hoden jetzt anscheinend zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen kommt, so liegt er doch eigentlich niemals ganz ausserhalb des Entoderms, indem zwischen den einzelnen Pseudogonophoren des Blastostyls, sie gegenseitig abgrenzend, eine Entodermlage von geringer Mächtigkeit erhalten bleibt. Das Ektoderm bildet hier gewöhnlich eine einspringende Falte. Sodann sind auch endodermale Zellen an der Peripherie des Hodens bemerkbar, ja es scheint, dass der junge Hoden auch noch von Entodermzellen durchsetzt wird, denn man sieht zuweilen zwischen den Spermatoblasten kleinere, oft lang gestreckte Zellen mit ziemlich blassen Kernen, kurz Zellen von anderem Habitus, als ihn die amöboiden Keimzellen mit ihren hier noch grösseren und lebhafter markirten Kernen zeigen. Von diesen entodermalen Zellen geht jedenfalls die Bildung des maschigen Stromas aus, worin später die Spermatozoen eingebettet liegen. Dasselbe beginnt sich schon auszubilden, noch ehe die Keimzellen ihre Entwicklungsphasen durchlaufen und Spermatozoen den Ursprung gegeben haben, so im mittleren, mit den dunkelkernigen Spermatoblasten angefüllten Hoden eines Schnittes, dessen Blastostyl 3 Pseudogonophoren verschiedenen Alters enthielt.

Plumularia echinulata.

Plumularia echinulata erzeugt in ihren Gonangien sessile Gonophoren. Die männlichen Keimzellen differenziren sich im Entoderm. Die Genese derselben, sowie die Entstehung der Gonangien und Gonophoren ist von Weismann [1]) näher erforscht und

[1]) Weismann, op. cit. p. 177.

geschildert worden. Die primären Hodenanlagen liegen in den obersten Stammgliedern, im Allgemeinen dem Alter nach angeordnet, die jüngeren weiter oben, die älteren weiter unten. Ueber ihnen entsteht die sog. Ektodermkuppe, welche den Anfang der Gonangienbildung bezeichnet. Die Keimzellen sind plasmareiche, lebhafter tingirbare Zellen specifischen Characters, ihr wohlcontourirter Kern zeigt ein deutlich hervortretendes Kernkörperchen; der äusseren Form nach zu schliessen, sind sie zu dieser Zeit lebhaft amöboid. Trotzdem sie sich schon im Cönosarc stetig vermehren, nehmen sie vorerst nicht an Grösse ab. Während der Bildung des Gonangiums wandern die Keimzellen mit in dasselbe ein und sammeln sich an einer Stelle des Gonangiums wieder an, an der sich nun bald das Gonophor bildet. Schon im Beginn der Gonophorenbildung wandern die Spermatoblasten ins Ektoderm aus (vergl. Weismann). In den jungen Gonophoren behalten die Keimzellen ihre amöboide Beweglichkeit bei, sie haben ihr Aussehen und namentlich das ihrer Kerne noch nicht wesentlich verändert, doch büssen sie bei der weiteren Vermehrung nach und nach an Grösse ein. Zu gewisser Zeit treten die Spermatoblasten in jenes Stadium ein, auf welchem ihre Kerne den Farbstoff begierig aufnehmen. Sodann geben sie in rascher Vermehrung, von welcher der ganze Hodeninhalt mehr oder minder gleichmässig ergriffen wird, kleinen Spermatoblasten den Ursprung, welche schliesslich die Spermatozoenbildung veranlassen. Die Köpfchen scheinen hier eine mehr rundliche Form beizubehalten, wenigstens konnte ich langgestreckte oder biskuitförmig geschnürte auf den durchmusterten Präparaten nicht zu Gesicht bekommen.

Verschiedenen Stadien nach zu urtheilen, die mir auf Präparaten von Plumularia halecioides zu Gebote standen, schliesst sich diese Art in Bezug auf die Entwicklung der männlichen Keimzellen eng an die vorige an.

Gonothyraea Lovéni.

Gonothyraea producirt in ihren Gonangien keine frei werdenden Medusen, sondern sog. Meconidien, d. h. festsitzende Medusen, in denen sich die Geschlechtsstoffe entwickeln. Auch sie wurde von Weismann[1]) auf die Herkunft der Keimzellen untersucht. Er gelangte bezüglich der männlichen Geschlechtszellen zu dem Resultate, dass dieselben im Cönosarc des Stockes, und

---

[1]) Weismann, op. cit. p. 137.

zwar im Entoderm sich differenziren, später aber in den ektodermalen Glockenkern einwandern. Die Keimzone liegt im Entoderm des Zweiges unterhalb der Knospungsstelle eines Gonangiums, aber die Keimzellen entstehen auch hier jedenfalls aus eingewanderten Ektodermelementen, Die histologische Entwicklung des Samens wurde von WEISMANN nicht näher erforscht.

Ich fand, dass die primären Spermatoblasten, so lange sie noch im Entoderm der Zweige und des Blastostyls junger Gonangien liegen, ungefähr denselben Anblick darbieten, wie die jüngsten, noch im Cönosarc befindlichen Keimzellen der von mir genauer untersuchten Campanularien. Sie sind plasmareich mit wohl contourirtem Kern und einfachem Kernkörperchen. Ihre Beschaffenheit deutet darauf hin, dass sie amöboid beweglich sind und im Stocke aufwärts wandern. Eine Vermehrung der Keimzellen muss bereits im Cönosarc stattfinden, im Entoderm des Blastostyls erscheinen dieselben schon ein wenig kleiner. Auch in der jungen Gonophorenanlage befinden sich die Spermatoblasten vorerst noch im Entoderm, dann aber wandern sie, wie dies von WEISMANN eingehender geschildert wurde, in den Glockenkern ein. In den Hoden der Gonophoren jüngerer Gonangien, oder in den jüngsten Hoden älterer Gonangien zeigen die Keimzellen noch dasselbe Aussehen und dieselbe Kernbeschaffenheit, wie im Entoderm des Blastostyls. Amöboid bleiben sie auch noch im Hoden. Betrachten und vergleichen wir weiter herangewachsene Gonophoren, so zeigt sich, dass das Spermarium an Volumen zunimmt, während die Keimzellen trotz starker Vermehrung nur ganz allmälig ein wenig an Grösse einbüssen. Ihre Beschaffenheit ändert sich dabei nicht wesentlich. Auf älteren Hoden aber üben die Spermatoblastkerne auch hier jene stärkere Anziehung auf Farbstoffe aus, wie wir dies bei anderen Formen kennen gelernt haben. Kernfiguren, welche auf indirecte Theilung hinweisen, sind in verschiedenen Gonophoren zu finden. In den Gonophoren, welche dem distalen Ende des Blastostyls näher stehen, bemerken wir den Hodeninhalt aus kleinen Spermatoblasten mit dunkeln Kernen und farblosem Protoplasma bestehend. An die Spitze des Gonangiums gerückte Meconidien kamen mir auf den Schnitten nicht zu Gesicht, und ich habe daher auch ganz reife Spermatozoen nicht erblickt. Dieselben wurden jedoch von BERGH[1]) abgebildet und

[1]) BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni. Morphol. Jahrbuch, Bd. V, 1879, Tafel IV, Fig. 22.

bestehen aus einem Filament mit biskuitförmig geschnürten Köpfchen, ähnlich denen der von mir eingehender geschilderten Campanularien. Auf den älteren Gonophoren von Gonothyraea ist eine feine Strahlung im Hoden sichtbar, welche, wie bei Campanularia, von der Stützlamelle ausgeht.

Mit ausnahmsweise zwittrigen Stöcken hat uns WEISMANN bekannt gemacht.

Cladocoryne floccosa.

Die männlichen Geschlechtszellen dieser Corynide entstehen, wie WEISMANN berichtet, aus einem ektodermalen Glockenkern. Auf den jüngern Gonophoren zeigen die Spermatoblasten Kerne mit einem deutlich gegen die hellere Kernsubstanz abgesetzten Kernkörperchen. Später, wenn Gonophor und Hoden herangewachsen sind, erscheinen auch hier die Kerne der Keimzellen lebhaft dunkel gefärbt, während das Protoplasma von da ab die Fähigkeit verliert, Farbstoffe anzunehmen. Diese Spermatoblasten geben nun kleineren Zellen den Ursprung, welche ihrerseits in die Bildung von Spermatozoen eingehen. Beiderlei Keimzellen, die grösseren und ihre kleineren Abkömmlinge, kann man zuweilen in einem Gonophor bei einander treffen. Verdichtungsvorgänge scheinen auch hier, wie fast immer, in geringem Maasse bei der Köpfchenbildung mit ins Spiel zu kommen, wenigstens sind die Kerne der der Peripherie des Spermariums näher liegenden Zellchen fast immer ein klein wenig kleiner und intensiver gefärbt, ohne dass sich aber hierin eine schärfere Grenze zu den unterliegenden Partieen des fast reifen Hodens bemerken liesse. In dem der Peripherie genäherten Theile der reifern Hodenmasse geht schon die Umbildung der Kerne in die zapfen- oder birnförmigen Köpfchen vor sich, deren einseitigen Protoplasmasaum man hie und da fadenförmig ausgezogen sieht.

Eudendrium capillare.

Die Gonophoren von Eudendrium sprossen am Ende von besonderen Blastostylen hervor. In jedem Gonophor bilden sich nach einander drei bis vier in Abständen hintereinander gelegene Hoden, die alle, mit Ausnahme des an der Spitze stehenden ersten Hodens, vom Entodermschlauch durchsetzt werden. Dieser ist durch die Stützlamelle gegen die Spermarien abgegrenzt. Die Lösung der Frage nach der Entstehung der männlichen Keimzellen wurde von WEISMANN bei einer anderen Art, Eudendrium

racemosum, in Angriff genommen. Ich beschränke mich hier auf dessen Darstellung zu verweisen [1]).

Die Durchsicht der Präparate von Eudendrium capillare lehrte mich, dass die Spermatoblasten dieser Art eine ganz ähnliche histologische Entwicklung, wie die der übrigen bisher besprochenen Hydroideen durchlaufen. Die Keimzellen der jüngeren Hoden zeigen einen wohlgefärbten Protoplasmakörper mit hellerem Kern und ziemlich grossem, scharf hervortretendem Kernkörperchen. Später treten die Spermatoblasten in ein Stadium ein, in welchem sich die Kerne ziemlich gleichmässig dunkel färben, und ein Unterschied zwischen Kernkörperchen und hellerer Kernsubstanz nicht mehr nachzuweisen ist. Das Protoplasma bleibt nun ungefärbt. Zuweilen findet man in einem Hoden beiderlei Kernzustände neben einander, wenn der Hoden im Begriff war, von einem Stadium in das andere überzugehen, desgleichen Kerne von marmorirtem Aussehen, welche den Uebergang vermitteln. Man sieht dabei auch, dass mit der chemischen Umwandlung der Kernsubstanz eine geringe Verdichtung Hand in Hand geht, die dunkeln Kerne erscheinen ein klein wenig kleiner, als die hellen (letztere messen auf solchen Hoden 0,0038, erstere 0,0030 Mm.).

Auf weiter entwickelten Hoden, nachdem die Spermatoblastkerne jene Veränderung durchgemacht haben, bemerkt man neben den dunkeln Kernen zuweilen auch noch scheinbar multinucleoläre Zustände derselben. Dieser Verlust der Homogenität der Kerne dürfte ähnlich wie bei Campanularia mit der erneuten Theilung, welche die Spermabildung einleitet, in Zusammenhang stehen, und die scheinbaren Nucleolen dürften verbackenen Fadenbildungen entsprechen. In der That bemerkt man oft gestreckte und gebogene Gebilde darunter, und sodann findet man hier häufig Kerntheilungsfiguren, namentlich jene auffallenden Pol- und Aequatorialfiguren. Bei der weiteren lebhaften Vermehrung der Spermatoblasten resultiren kleinere Keimzellen mit kleinen dunkeln Kernen, welche später die Spermatozoen liefern, indem sich ihr Kern zu dem Köpfchen, der Protoplasmasaum dagegen zum fadenförmigen Schwanzfortsatz ausbildet. Besonders sind es die am intensivsten gefärbten kleinen Kerne auf reiferen Spermarien, die sich bereits ein wenig gestreckt und geschnürt haben und bei denen ein fadenförmiger Schwanzfortsatz wahrzunehmen ist.

---

[1]) Weismann, op. cit. p. 107.

Hydractinia echinata.

Hydractinia echinata wurde gleichfalls von WEISMANN auf die Entstehung der Sexualzellen eingehend untersucht und beschrieben [1]). Obwohl dieselbe medusoide Gonophoren erzeugt, deren Bildung durch einen ektodermalen Glockenkern vermittelt wird, so stellt doch hier, wie der genannte Forscher nachgewiesen hat, weder im weiblichen noch im männlichen Geschlecht der Glockenkern die Geschlechtsanlage dar, beiderlei Geschlechtszellen differenziren sich vielmehr im Entoderm des Blastostyls und wandern erst nachträglich in die Knospe und deren Glockenkern ein. So lange die Keimzellen noch im Entoderm des Blastostyls und der Knospe liegen, zeigen sie einen wohl tingirbaren Protoplasmakörper, ihr Kern besitzt anfangs ein grösseres, deutlich hervortretendes Kernkörperchen. Einige wenige von ihnen aber besitzen Kerne, welche an jene anscheinend multinucleolären Kernzustände erinnern, und man darf wohl annehmen, dass die Keimzellen bereits im Entoderm in Vermehrung begriffen sind. In der That liesse schon die Menge derselben darauf schliessen. In jungen Hoden, in denen die Spermatoblasten ins Ektoderm übergetreten sind, nehmen die Keimzellen trotz ihrer lebhaften Vermehrung vorerst nicht an Grösse ab, bei der weiteren Entwicklung und Volumenvergrösserung des Spermariums aber büssen sie nach und nach, doch ganz allmälig, etwas an Grösse ein. Ihre sonstige Beschaffenheit verändern sie indess vorläufig nicht weiter, abgesehen davon, dass man hie und da im Hoden Kernzustände antrifft, welche an Theilung erinnern. Von Kernfiguren sind es auch hier Pol- und Aequatorialfiguren, welche man als am augenfälligsten am meisten findet. Später machen die Kerne der Spermatoblasten eine Umwandlung ihrer Substanz durch, welche sie lebhaft dunkel tingirt erscheinen lässt. Auch auf solchen Spermarien lassen sich Anzeichen von Theilung auffinden. Diesmal nimmt der ganze Hodeninhalt ziemlich gleichmässig an der ferneren Vermehrung Theil, die mit beträchtlicher Verkleinerung der Spermatoblasten verknüpft ist. Dieselben stellen nunmehr kleine Zellchen mit hellem, ungefärbtem Protoplasma und dunklem Kern vor. Die Theilung muss sehr rasch hinter einander ablaufen, denn man trifft selten Hoden, welche noch beiderlei Spermatoblasten enthalten. Die kleinen Keimzellchen bilden sich später zu den Spermatozoen um, man sieht auf reiferen Gono-

[1]) op. cit. p. 73.

phoren schon einen Schwanzfortsatz von ihrem Protoplasma ausgehen. Ganz reife Hoden mit Spermatozoeninhalt habe ich nicht erblickt, vielleicht wird das Sperma alsbald nach der Reife entleert.

Schlussbetrachtung.

Die Darstellungen, welche ich in vorliegender Arbeit über die Spermatogenese der Hydroideen gegeben habe, weichen von den Schilderungen anderer Autoren in einigen wesentlichen Punkten ab. Im Gegensatz zu Korotneff und Bergh fand ich, dass die Köpfchen der Spermatozoen aus den Kernen der ehemaligen Spermatoblasten hervorgehen, nicht aber unabhängig von jenen entstehen. Die früher verbreitete Meinung, dass der Spermakern vom Protoplasma geliefert würde, ist wohl jetzt allgemein aufgegeben, diesbezügliche Angaben haben sich bisher immer als nicht ganz stichhaltig erwiesen. Freie Köpfchenbildung im Plasma der Mutterzelle ist bei der Spermatogenese noch nirgends mit voller Sicherheit beobachtet worden [1]). Die Kerne der Spermatoblasten betheiligen sich denn auch bei den Hydroideen an der Bildung der Spermatozoenkopfenden.

Vielfach in Widerspruch befinden sich meine Angaben mit der neuerdings erschienenen, hier mehrfach erwähnten Abhandlung von de Varenne. Derselbe legt, wie bereits in der Einleitung dargethan wurde, besonderes Gewicht auf die Angabe, dass die Kerne der Keimzellen sich während der Entwicklung dieser nicht weiter veränderten. „Dans toute la durée du développement des spermatozoides, en prenant la cellule mère dès son début, le noyau n'a pas changé.“ Aus meiner Darstellung wird zur Genüge hervorgehen, dass diese Behauptung keineswegs zutreffend ist. Der Kern erleidet vielmehr mannigfache Veränderungen, ehe er in die Bildung des Köpfchens eingeht, Veränderungen, die zum Theil schon durch die Vermehrung der Spermatoblasten gegeben sind oder auf der Umbildung des Kernes der zuletzt resultirenden kleinen Samenbildner zum Köpfchen des Spermatozoons beruhen. Aber auch in Bezug auf seine Substanz

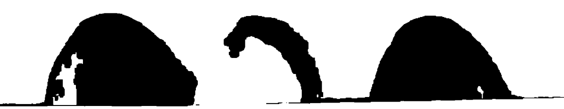
---

[1]) So hat Nussbaum neuerdings den Beobachtungen Metschnikoff's und Grobben's beim Flusskrebs eine andere Deutung zu geben versucht, darnach würden auch hier die Kerne der Spermamutterzellen an der Köpfchenbildung theilnehmen. Nussbaum, Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, p. 205.

erleidet, wie ich zeigte, der Kern Veränderungen und Umbildungen. Nach de Varenne sollen die Kerne der Spermamutterzellen im Verlauf der Keimzellenentwicklung sogar ihr Volumen nicht ändern, indessen sind die Köpfchen der Spermatozoen sehr klein zu nennen im Vergleich zu den Kernen der jüngeren Spermatoblasten (vergl. Taf. XII, Fig. 4, 12 etc.). Sodann schildert jener die Spermamutterzellen der Hydroideen als mehrkernige Gebilde. Dem kann ich wiederum nicht beistimmen. Die Spermatoblasten besitzen von Anfang an den Character individualisirter einkerniger Zellen und behalten denselben bei ihrer Vermehrung im Hoden bei. Diese Zellen zeigen bei manchen Formen eine grosse Selbstständigkeit, die sie anfangs nicht selten zur Ausführung von Wanderungen befähigt (Taf. XII Fig. 1, 2 etc.). Auch später in den Spermarien zeigen sie vielfach noch selbstständige Beweglichkeit (Fig. 4*a* u. *b* etc.), während sie bei andern Formen dieselbe wenigstens auf den älteren Stadien annehmen dürften. Mehrkernige (und dann bei weitem am häufigsten nur zweikernige) Spermatoblasten kommen bei den Hydroideen nur ganz ausnahmsweise vor und sind wohl als aus irgend welcher Ursache nicht völlig durchgeführte Theilungsvorgänge aufzufassen. In dem oft citirten Werke beschreibt allerdings auch Weismann bei der Gattung Corydendrium mehrkernige Spermatoblasten. Jeder Spermatoblast soll schliesslich zu einer grossen, pyramidenförmigen, viele Kerne enthaltenden Riesenzelle heranwachsen. Weismann hat jedoch später auch hier Zellgrenzen gesehen, und ich konnte solche gleichfalls auf meinen Präparaten von Corydendrium bemerken, wenngleich dieselben hier schwieriger wahrzunehmen sind, als bei vielen andern Formen [1]). Jede männliche Keimzelle ist eine einzelne Zelle mit gesondertem Protoplasmakörper und Kern (vergl. z. B. Taf. XII Fig. 4). Die Aehnlichkeit der primären männlichen Keimzellen mit jugendlichen weiblichen Keimzellen, wie sie bei den Hydroideen häufig sehr auffällt (Pennaria, Tubularia etc.), scheint im Thierreich weit verbreitet zu sein und gilt ja auch nach den Berichten La Valette St. George's [2]) und anderer für die höheren Metazoen.

[1]) Die Absicht, Corydendrium parasiticum in den Kreis meiner specielleren Untersuchungen zu ziehen, musste ich wieder aufgeben, da die Stöcke, welche mir vorlagen, fast alle die gleichen Entwicklungsstadien zeigten. Corydendrium hat nämlich die Eigenthümlichkeit, dass die Gonophoren eines Stockes sich sämmtlich auf nahezu derselben Entwicklungsstufe befinden.

[2]) Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XV, p. 308.



Der Verlauf der Spermatogenese ist bei sämmtlichen von mir untersuchten Hydroideen etwa folgender:

„Die primären Spermatoblasten, welche sich aus den Urkeimzellen differenzirt haben und sich gewöhnlich von Anfang an durch characteristisches Verhalten gegen die Reagentien, sowie durch Plasmareichthum und scharfe Kerncontouren auszeichnen, vermehren sich eine Zeit lang, ohne erheblich an Grösse abzunehmen [1]). Wenn aber bei ihrer bedeutenden Vermehrung eine Grössenabnahme eintritt, geschieht sie vorerst nur ganz allmälig, so lange die Vermehrung der Keimzellen den Zweck hat, das Volumen des Spermariums zu vergrössern, d. h. so lange der Hoden wächst. Der Protoplasmareichthum der Keimzellen geht dabei verloren. Der Protoplasmakörper verringert sich im Verhältniss zur Grösse des Kerns immer mehr, so dass es auf entwickelten Hoden zuweilen den Anschein hat, als sei derselbe fast nur mit Kernen prall gefüllt. Immer aber ist noch ein spärlicher Protoplasmakörper der Keimzelle nachzuweisen, wie sich auch die Umgrenzung der Zelle constatiren lässt (Zellen mit zwei Kernen sind, wie erwähnt, seltene Ausnahmen). Später machen die Spermatoblasten eine Umwandlung ihrer Substanz durch, welche darin zum Ausdruck kommt, dass der Kern lebhafte Anziehung auf die Farbstoffe auszuüben beginnt, sodass ein Kernkörperchen, welches sonst gegen die übrige hellere Substanz des Kernes wohl abgesetzt erschien, nicht mehr unterscheidbar ist, sondern der ganze Kern den Farbstoff begierig aufnimmt und völlig homogen erscheint. Eine geringe Verdichtung desselben dürfte hierbei mit in Betracht kommen. Dieser Umwandlungsprozess geht aus vom Kerngerüst, das sich vorher nach der Membran zurückzieht. Er wurde in seinen Einzelheiten bei Tubularia geschildert (p. 418 u. Taf. XIV, Fig. 41). In anderen Fällen, wo derselbe weniger gut erkennbar ist, zeigen die Kerne vor der Umwandlung ein grobgranulirtes Aussehen, indem man namentlich an der Membran des Kernes Chromatinklümpchen auftreten sieht, die an Ausdehnung gewinnen, bis sich schliesslich der ganze Kern gleichmässig färbt. Zu gleicher Zeit verändert sich das Protoplasma der Keimzelle und verliert seine bisherige Tinktionsfähigkeit. Möglich, dass beiderlei Um-

---

[1]) Es müssen also in dieser Zeit die bei der Theilung resultirenden Tochterzellen bald wieder die Grösse ihrer Mutterzellen erreichen, wie solches ja auch anderweitig der Fall ist. (Siehe Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 241 u. 242.

wandlungsprozesse in causalem Zusammenhange stehen, und dass Substanz vom Protoplasma her an den Kern abgegeben wird, die dort gewisse chemische Umsetzungen erleidet, wie solches auch anderwärts schon für das Wachsthum der Kerne und Kerngerüste in Anspruch genommen worden [1]).

Jene Eigenschaften von Protoplasma und Kern characterisiren auch die aus der weiteren Vermehrung hervorgehenden kleineren Spermatoblasten. Bei dieser Vermehrung, von welcher entweder der ganze Hoden oder doch grössere Partieen der Keimzellen, sei es gleichzeitig, sei es sehr rasch hintereinander, erfasst werden, und welche die Einleitung zur Spermaproduction bildet, verkleinern sich die Keimzellen im Gegensatz zu früher erheblich [2]). Die aus diesen Theilungen resultirenden kleinen Samenbildner liefern die Spermatozoen durch Umbildung ihrer Kerne zu Köpfchen und Streckung ihres vorerst sich mehr einseitig lagernden Protoplasmas zu Schwanzfäden. Die Spermatozoenköpfchen besitzen gewöhnlich ein starkes Lichtbrechungsvermögen, welches sich Hand in Hand mit der Umbildung der kleinen Spermatoblastkerne zu Köpfchen stärker zu erkennen giebt.

Die Kerntheilung der Keimzellen verläuft überall auf dem Wege der sog. indirecten Theilung; dieselbe konnte für alle Entwicklungsphasen constatirt werden, bei denen überhaupt Theilung zu erwarten ist (s. Campanularia etc.) und wurde bei allen von mir darauf untersuchten Gattungen und Arten angetroffen."

Obwohl ich bei der Beurtheilung bezüglich des Vorkommens indirecter Theilung nur solche Bilder berücksichtigt habe, welche zweifellos als Kernfiguren zu deuten sind (Taf. XII Fig. 6, 14 etc. etc.), so habe ich doch bei manchen Arten gesehen, dass die indirecte Theilung häufig genug vorkommt, um die Annahme eines anderen Theilungsmodus vollkommen überflüssig erscheinen zu lassen. Ich habe aber guten Grund, anzunehmen, dass Theilungszustände noch häufiger zu constatiren sein würden, wenn nicht die Kleinheit der

---

1) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 241, letzter Abschnitt.

2) Die Grössenabnahme der Keimzellen während des Wachsthums der Hodenmasse, ehe dieselben die geschilderte Umbildung eingehen, kann, wie z. B. die Vergleichung der Masse bei Campanularia ergiebt, immerhin ziemlich beträchtlich sein; doch ist sie keine plötzliche, sondern eine allmälige, während später, sobald die Einleitung zur Spermaproduction beginnt, die Keimzellen sich plötzlich auffallend verkleinern.

Kerne eine Diagnose vielfach unsicher machte. Von anscheinend multinucleolären Kernzuständen, die auf manchen Hoden höchst wahrscheinlich auch zur Kerntheilung in Beziehung zu bringen sind, will ich deshalb hier gleichfalls absehen; auch ohne ihre Berücksichtigung ist das allgemeine Vorkommen indirecter Theilungen sicher gestellt. Die Keimzellen können sich bereits auf diesem Wege vermehren, ehe sie überhaupt noch in die Geschlechtspersonen eingetreten sind. Für die Annahme noch eines anderen Kerntheilungsmodus bei der Vermehrung der Spermatoblasten als der indirecten Kerntheilung, wie wir sie sonst kennen, fehlen hier directe Beweise. Bilder, welche an die von La Valette und anderen geschilderte maulbeerförmige Kerntheilung erinnerten, habe ich in keinem einzigen Falle gesehen. Dagegen sind mir zuweilen langgestreckte und dabei seitlich geschnürte Kerne zu Gesicht gekommen, ohne dass dieselben irgend eine substantielle Anordnung zeigten, welche an das Bild einer Kernfigur gemahnt hätte. Wie Flemming [1]) hervorgehoben, sind solche Kerne aber noch keineswegs für die Annahme directer Kernzerschnürung beweisend. So lange die Verfolgung des Theilungsvorganges bei Kernformen, welche als Vorkommnisse von anderweitiger Theilung zu deuten versucht wurden, immer nur ein negatives Resultat ergiebt, erscheint auch die Annahme gerechtfertigt, die indirecte Theilung, wie sie ihrem Verlaufe nach bisher bekannt geworden, als beständigen und einzigen Theilungsmodus bei der Spermatogenese überhaupt zu betrachten, denn sie ist es, welche bis jetzt mit Sicherheit überall nachgewiesen wurde, wo die Vorgänge der Spermatogenese genauer verfolgt werden konnten. Maulbeerförmige Kerne habe ich bei den Hydroideen nie finden können.

Die Gestalt der Spermatozoenköpfchen ist bei den verschiedenen von mir untersuchten Formen nicht ganz die gleiche. Die Samenfäden der einen Hydroideen besitzen ziemlich langgestreckte stabförmige (Sertularella) oder seitlich eingeschnürte (Campanularia etc. Taf. XII Fig. 4) Köpfchen, bei anderen erscheinen dieselben gedrungener und sind mehr birnförmig gestaltet (Clava, Tubularia etc. Taf. XIII Fig. 28*b* und Taf. XIV Fig. 42*d*). In der Form der Spermatozoen finden sich indessen auch bei anderen einander nahestehenden Thiergruppen mancherlei Variationen. Dieselbe wird wohl immer von den specielleren Geschlechtsverhältnissen der betreffenden Gattung oder Art, der Beschaffenheit der

---

[1]) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.

Eier oder Eihüllen etc. etc. mit abhängig sein, wenn wir auch freilich nicht im Stande sind, für bestimmte Formen bestimmte Bedingungen anzugeben.

Die Hodenmasse ist bei Hydroideen, welche sessile Gonophoren hervorbringen, ausserordentlich voluminös. Wir sahen, dass es bei medusoiden Gonophoren zu einer oft vollständigen Ausfüllung und Verdrängung der Glockenhöhle durch das mächtig entwickelte Spermarium kommt. Die Zahl der Spermatozoen, welche ein Gonophor liefert, ist demnach eine sehr grosse. Auch diese ist ja abhängig von den Befruchtungsverhältnissen des Thieres, und die grosse Menge des Spermas braucht uns bei den festsitzenden Formen nicht Wunder zu nehmen. Die Spermatozoen derselben werden in das umgebende Seewasser entleert und dürften dort in grosser Zahl zu Grunde gehen, ohne ihrem eigentlichen Zwecke dienstbar zu werden. Die allermeisten Hydroidstöcke sind diöcisch, männliche und weibliche Geschlechtsindividuen halten sich also keineswegs in unmittelbarer Nähe auf. Die Schwierigkeiten, welche sich dem Zusammentreffen der Spermatozoen und Eier in den Weg stellen, werden durch die riesige Zahl der ersteren compensirt.

Die Spermatozoen und schon die kleinen Spermatoblasten des reiferen Hodens zeigen fast immer eine bestimmte Anordnung und liegen entweder zu Ketten oder doch sonst in mehr oder minder regelmässigen Zügen oder Gruppen geordnet. An der Peripherie reift der Hoden gewöhnlich am frühesten (Tubularia — vergl. Taf. XIV Fig. 35 u. f. — Clava etc.) [1]). Die Köpfchen scheinen häufig der Peripherie zugewendet zu sein, bei Sertularella jedoch sind dieselben um Maschen eines Stromas gruppirt. Ein solches Stroma, sei es je nach Bau und Lage des Hodens ektodermaler oder entodermaler Natur, erscheint vielfach verbreitet, wenn auch nicht überall so mächtig entwickelt, wie bei Sertularella. In manchen Fällen kommt eine den reiferen Hoden durchsetzende Strahlung der Stützlamelle zur Ausbildung, welche die Samenzellen in Gruppen abtheilt (Campanularia etc.) oder eine solche Gruppenbildung wird durch tiefe Einsenkung des Epithels erreicht (Corydendrium).

Die Anwesenheit von Nesselzellen im Hoden von Clava wurde

---

[1]) Fraipont war bei Campularia angulata zu einer gegentheiligen Ansicht gelangt, doch zeigt die Durchmusterung von Schnitten die Richtigkeit meiner Angaben.

von Weismann zuerst beobachtet, er vermuthet darin eine Schutzeinrichtung gegen einen diese Art speciell bedrohenden Parasiten. Das Experiment, welches er anstellte, spricht für diese Vermuthung.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in dieser Arbeit niedergelegt habe, mussten sich allerdings meistens auf Hydroidformen beschränken, welche keine freischwimmenden Medusen hervorbringen, allein sie erstrecken sich auf Arten der verschiedensten Gattungen und Familien, und da alle, von geringen Unterschieden abgesehen, im grossen Ganzen in Bezug auf den allgemeinen Verlauf der Spermatogenese übereinstimmen, wie different auch zeitliche und örtliche Entstehung der Geschlechtsprodukte, sowie Anlage und Bau der Gonaden bei den einzelnen Formen sein mögen, so darf ich wohl annehmen, dass sich erhebliche Abweichungen bei den freie Medusen erzeugenden Hydroideen nicht finden werden, und dass auch dort die männlichen Keimzellen Entwicklungs- und Umbildungsphasen durchlaufen werden, welche sich mit denen der gonophorentragenden Hydroidformen parallelisiren lassen. Weitere Untersuchungen werden dies lehren.

Zum Schlusse dieser Arbeit, welche auf dem zoologischen Institut der Universität Freiburg ausgeführt wurde, sei es mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. Weismann und Herrn Prof. Dr. Gruber für die Liebenswürdigkeit, mit welcher sie mir jederzeit ihren Rath, sowie auch die Hilfsmittel des Instituts zur Verfügung gestellt haben, meinen tief empfundenen Dank auszusprechen.

Freiburg im Breisgau, Juli 1884.

Tafelerklärung.

Bezeichnungen:

ect = Ektoderm,	*sp* = Spadix,	*Ho* = Hoden,
ent = Entoderm,	*Glk* = Glockenkern,	*Hep* = Hodenepithel,
entl = Entodermlamelle,	*Glh* = Glockenhöhle,	*G* = Gonophor,
st = Stützlamelle,	*sbu* = Subumbrella,	*kz* = Keimzellen,
ps = Perisarc,	*epz* = Epithelzellen,	*B* = Blastostyl.

Tafel XII.

Campanularia flexuosa.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Stammglied unterhalb eines jungen Gonangiums. Im Ektoderm liegen die primären Keimzellen (*kz*). Vergr. 460.

Fig. 2. Das oberhalb dieses Stammgliedes liegende junge Gonangium in seinem unteren Theile dargestellt. Primäre Keimzellen (*kz*) im Ektoderm des Blastostyls. Vergr. 460.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein älteres Gonangium, Hoden fast aller Stadien, unten die jüngsten, oben die ältesten, enthaltend. *jG* = junges Gonophor, *ect'* = specielle Gonophorenhülle, *ect''* = gemeinsame Gonophorenhülle. Vergr. 150.

Fig. 4. Spermatoblastzellen aus Hoden verschiedener Entwicklungsstufen bei starker Vergrösserung dargestellt und Umwandlung der Kerne zu Köpfchen (*g*, *h*, *f*). Vergr. 1000.

Fig. 5. *a* Grössere und kleinere Spermatoblasten eines in der Weiterentwicklung begriffenen Hodens. *b* Durch Reagentien entstellte Spermatoblasten eines älteren Hodens. Vergr. 930.

Fig. 6. Kernfiguren und zweikernige Zellen, erstere durch Alkoholwirkung geballt. *a*, *b*, *e* u. *f* Vergr. 1000, *c* u. *d* schwächer.

Fig. 7. *a* Zweikernige Spermatoblasten älterer Hoden. *b* Kernfiguren aus einem älteren Hoden. Vergr. 1000. *d* Fadenknäuel im



Kern. Vergr. 1360. *c* Ebensolche Kerne, deren Knäuel nicht mehr mit Sicherheit als solche erkennbar sind. Vergr. 1000.

Fig. 8. *a* Spermatozoen. *b* Spermatoblasten, der Umwandlung zu Spermatozoen nahe. Vergr. 1000.

Fig. 9. Peripherische Theile zweier Gonophoren, um die Länge einzelner Zellen des gemeinsamen Gonophorenepithels (*ect''*) zu zeigen.

Opercularella lacerata.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein Stammglied, auf der einen Seite dargestellt. Keimzellen (*kz*) im Entoderm. Vergr. 450.

Fig. 11. Junges Gonangium, noch ohne Gonophor. Keimzellen (*kz*) im Entoderm. Vergr. 305.

Fig. 12. Keimzellen verschiedener Entwicklungsstadien und reife Spermatozoen (*g*, *h*). Vergr. 1000.

Pennaria Cavolinii.

Fig. 13. Junge Gonophorenknospe. Zellen des Glokenkernes noch indifferent. Vergr. 305.

Fig. 14. Kernfiguren. Vergr. 1000.

Tafel XIII.

Pennaria Cavolinii.

Fig. 15. Junge Knospe, Glockenhöhle nicht mit getroffen. Die Elemente des Glockenkerns differenziren sich in Epithelzellen (*epz*) und primäre Keimzellen (*kz*). Vergr. 305.

Fig. 16. Querschnitt durch eine weiter entwickelte Knospe. Der Hoden (*Ho*) hat sich gebildet. Vergr. 305.

Fig. 17. Stück eines erwachsenen Gonophors. In den Kernen der Keimzellen treten Chromatinballen auf. Vergr. 460.

Fig. 18. *a* Stück eines erwachsenen Gonophors. Die Keimzellen haben eine chemische Umwandlung erfahren, ihre Kerne (nur diese eingetragen) ziehen den Farbstoff lebhaft und gleichmässig an. Vergr. 460. *b* Einzelne dieser Zellen stark vergrössert, Kerne gleichmässig dunkel, Protoplasmasaum farblos. Vergr. 1000.

Fig. 19. Stück eines erwachsenen Gonophors. Hoden mit kleinen Spermatoblasten erfüllt (nur die Kerne eingetragen). Vergr. 460.

Fig. 20. *a* Kleine Spermatoblasten eines älteren Hodens (siehe Fig. 19). *b* Spermatoblasten in die Spermabildung eingehend. *c* Sperma. Vergr. 1000.

Clava squamata.

Fig. 21. Junge Gonophorenknospe im Längsschnitt. Vergr. 305.

Fig. 22. Junge Knospe. Die Zellen des Glockenkerns differenziren sich in Keimzellen (*kz*) und Epithelzellen, welch letztere Subumbrellarepithel (*sbu*) und Hodenepithel (*Hep*) liefern. Vergr. 305.

Fig. 23. Gonophor mit wohl entwickeltem Hoden; Keimzellen haben schon an Grösse abgenommen. Vergr. 450.

Fig. 24. Gonophor mit Hoden, dessen Spermatoblasten bereits eine chemische Umwandlung erfahren haben und dunkelgefärbte Kerne zeigen (nur diese eingetragen). An der Spitze senkt sich das Hodenepithel gegen den Spadix ein. Vergr. 450.

Fig. 25. *a* Spermatoblasten eines älteren Hodens, wie er dem Stadium der vorigen Figur entspricht. *b* Spermatoblasten des unmittelbar vorhergehenden Stadiums, sie sind im Begriff, die chemische Umwandlung einzugehen. Vergr. 930.

Fig. 26. Stück eines Hodens, dessen Spermatoblasten am Rande bereits kleineren Abkömmlingen den Ursprung gegeben haben. Vergr. 450.

Fig. 27. *a* Stück eines älteren Hodens. Vergr. 460. *b* Kleine Spermatoblasten in kettenförmigem Zusammenhang. *c* Kleine Spermatoblasten. Vergr. 930.

Fig. 28. *a* Die kleinen Spermatoblastkerne beginnen sich zu strecken und birnförmige Gestalt anzunehmen. Protoplasma zieht sich in die Länge. *b* Spermatozoen von Clava. Vergr. 1000.

Fig. 29. *a* Knäuel und anscheinend multinucleoläre Kerne. *b* Kernfiguren. Vergr. 1000.

Tubularia mesembryanthemum.

Fig. 30. Junge Knospe, Glockenkern noch solid. Vergr. 200.

Fig. 31. Junge Knospe. Im Glockenkern tritt eine Glockenhöhle auf (auf dem Schnitt nicht völlig getroffen, sondern durchscheinend). Vergr. 305.

Fig. 32. Querschnitt einer jungen Knospe. Zellen des Glockenkerns scheiden sich in Epithelzellen (*epz*) und Keimzellen (*kz*), zwischen letzteren noch indifferente Glockenkernzellen (*z*). Vergr. 305.

Fig. 33. Weiter entwickeltes Gonophor im Längsschnitt (Spadix nicht in der ganzen Länge getroffen). Hoden und sein Epithel haben sich gebildet. Zwischen Hodenepithel und Subumbrellarepithel sieht man Reste der Glockenhöhle. Vergr. 200.

Tafel XIV.

Tubularia mesembryanthemum.

Fig. 34. Die Keimzellen gehen eine chemische Umwandlung ein. Dieselbe hat in der inneren Zone des Schnittes begonnen, die Kerne erscheinen dort grobgranulirt (*kz*), in den äusseren Lagen ist sie vollendet, und die Kerne tingiren sich gleichmässig lebhaft (*kz'*). Vergr. 450.

Fig. 35. Stück eines Hodens. In der tieferen, dem Spadix näher liegenden Zone bemerkt man die grösseren Spermatoblasten (*kz'*) mit den dunklen Kernen, in der äussern Zone kleinere Keimzellen (*kz''*). Vergr. 450.

Fig. 36. Stück eines Hodens. Die innere Lage enthält gleichfalls noch grössere Spermatoblasten (*kz'*), der äussere Mantel bereits nahezu reife Spermatozoen (*kz'''*).

Fig. 37. Stück eines Hodens, Keimzellen von dreierlei Grösse enthaltend (*kz'*, *kz''*, *kz'''*), die kleinsten (*kz'''*) intensiv gefärbt und stark lichtbrechend.

Fig. 38. Stück eines Hodens mit dreierlei Keimzellen. Die innere Lage ist im Begriff, ihre chemische Umwandlung zu vollenden, während die äussere bereits kleinen Spermatoblasten den Ursprung gegeben hat.

Fig. 39. Stück eines Hodens mit dreierlei Spermatoblasten. Der äussere Mantel der grösseren dunkelkernigen Spermatoblasten ist im Begriff, in die nächstfolgende Entwicklungsphase einzugehen und kleineren Keimzellen den Ursprung zu geben, welche man schon gruppenweise unter ihnen bemerkt (*kz''*).

Fig. 40. Hoden mit dreierlei Spermatoblasten, welche zonal aufeinander folgen, die jüngsten der Peripherie zunächst.

Fig. 41. Umwandlung der Spermatoblastkerne. Zeiss $\frac{1}{18}$ homogene Immersion.

Fig. 42. Spermatoblasten reifender Hoden (*a*, *b*, *c*) und Spermatozoen (*d*). Vergr. 690.

Podocoryne carnea.

Fig. 43. Sehr junge Gonophorenknospe, aus Ektoderm und Entoderm bestehend. Letzteres überall einschichtig. An der Spitze des Ektoderms eine Wucherung (*W*), welche den Anfang der Glockenkernbildung bezeichnet. Vergr. 450.

Fig. 44. Junge Knospe. Glockenkern und Glockenhöhle haben sich gebildet. Entoderm überall einschichtig. Vergr. 450.

Fig. 45. Etwas ältere Knospe. Subumbrella beginnt sich anzulegen. Entoderm der ganzen Knospe einschichtig. Vergr. 450.

Fig. 46. Manubrium einer Knospe. Am Ektodermüberzug desselben treten einige Zellen durch differente Beschaffenheit vor den übrigen hervor (*kz*), die künftigen Keimzellen. Die benachbarten Epithelzellen des vorerst noch einschichtigen Ektodermüberzuges fangen schon an, die Keimstätte zu überwachsen (*Hep*). *W* = Wucherung am distalen Ende des Spadix. Vergr. 460.

Fig. 47. Knospe mit Hodenanlage (*Ho*) am proximalen Theile des Manubriums (Schnitt nicht genau interradial), welche vom Hodenepithel (*Hep*) überzogen wird. *Oc* = Ocellarbulben. *R* = Ringgefäss. *ms* = Muskeln. *v* = Velum. Vergr. 460.

Fig. 48. Etwas ältere Knospe im Querschnitt, zur Hälfte dargestellt. Hodenwülste in den Interradien des Manubriums. *t* = Tentakeln (eingestülpt). *r* = Radiärgefäss. Vergr. 450.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Anceus (Praniza) Torpedinis. n. sp.
aus Ceylon.

Von

Dr. Alfred Walter,

Assistent am zool. Institut zu Jena.

Hierzu Tafel XV.

Beim Bestimmen einiger von Prof. HAECKEL aus Ceylon mitgebrachter Selachier fand ich in den Spritzlöchern eines Torpedo mehrere Exemplare eines Anceus (natürlich nur in der Jugend-Praniza-Form). In Anbetracht des Fundortes und Wirthsthieres musste zur Feststellung der Art in erster Linie der von R. KOSSMANN im rothen Meere an Rhinobates halavi entdeckte Anceus Rhinobatis Kossm. berücksichtigt werden. Dank der Liebenswürdigkeit Prof. KOSSMANN's, der mir sein Werk: „Zoologische Ergebnisse einer Reise in die Küstengebiete des rothen Meeres" zuzusenden die Güte hatte, bin ich in den Stand gesetzt, einen genauen Vergleich mit der Beschreibung und den Abbildungen jener Form und den Exemplaren der mir vorliegenden durchzuführen, wobei sich trotz grosser Aehnlichkeit immerhin eine Reihe von Verschiedenheiten herausstellte, die zur Begründung einer neuen Art zu berechtigen scheinen, zumal ja überhaupt die Species der Anceidae sich stets nur durch geringfügige Verschiedenheiten trennen lassen. — Bei der Benennung folge ich dem in dieser Gruppe häufigen Gebrauch, den Speciesnamen vom Wirthsthiere zu entnehmen (man denke an: Anceus Rhinobatis, Cotti bubali, Surmuleti, Scombri). —

Mit Anceus Rhinobatis Kossm., dem in der That unter allen bekannten Formen unsere neue am nächsten steht, stimmt sie vor allem in der Zahl der freien Segmente überein. Wie bei jenem

ist das erste, das zweite Kieferfusspaar tragende Pereionsegment, durchaus selbständig vom Kopfe abgegliedert und ebenso das siebente von unten und oben erkennbar. Wie bei jener Form, besitzen das vierte und sechste Segment je drei Chitinstücke unter der Intersegmentalhaut, nur ist das Mittelstück derselben am vierten Segment nicht so vollkommen gerundet, sondern seine hintere Grenzlinie durch grössere Höhe des Ganzen nahezu gerade geworden. An dem gleichen Stücke des sechsten Segmentes sind die mittleren Auszackungen bedeutend geringer, als bei Anceus Rhin., kaum kenntlich, und bei zwei Exemplaren geschwunden, so dass bei diesen sich eine seichte Bogenlinie findet. Die ovalen Seitenstücke, welche den Pereiopoden die Einlenkestelle liefern, sind an meinem Thiere auch für's vorletzte Pereiopodenpaar noch erhalten und stark entwickelt, wodurch Einkerbungen der Seitenumrisse bedingt werden, die bei Betrachtung mit blossem Auge den Eindruck noch ziemlich vollkommener Segmentirung hervorrufen. Eine mittlere Chitinplatte ist an diesem Segmente nicht mehr nachweisbar.

Weitere Unterschiede finden sich in den Anhängen der verschiedenen Gliedmassen (Antennen, der Mundtheile und des Telson), in der Form des Kopfschildes und in der Grösse des Thieres.

Die Zahl und Form der Glieder an Schaft und Geissel der Antennen ist der bei Anceus Rhinob. gleich. Allein obgleich ich, nach der Grösse und Form der Facettenaugen, welche die ganze Kopfseite bedecken, zu urtheilen, nur männliche Individuen vor mir habe, so ist doch die Behaarung der Schaftglieder beider Antennen nur äusserst schwach, bloss an stark gefärbten Exemplaren bei sehr starker Vergrösserung erkennbar und keineswegs sehr dicht. Auch lässt sie sich dann auf die Glieder der Geissel verfolgen. Zudem besitzt jedes Schaftglied der vorderen Antenne an oder nahe seinem oberen Gelenke, neben einer oder zwei einfachen, noch eine bis vier starke Fiederborsten, die an der hinteren Antenne ebenfalls den drei Schaftgliedern zukommen, hier am zweiten Gliede besonders stark sind.

Die Geissel der vorderen Antenne endet mit einer sehr langen und vier bis fünf kürzeren Borsten. Jedes ihrer Glieder besitzt dann an seinem oberen Ende einen undichten Kranz von einfachen Borsten, die an Länge stets das folgende Glied übertreffen. Diese, wie die Fie-

derborsten des Schaftes, sind für Anceus Rhinobatis weder beschrieben noch abgebildet, demnach wohl für meine Form charakteristisch. (Spence Bate[1] zeichnet sie an Praniza coeruleata, die indes sonst hier gar nicht in Frage kommt).

Die an den drei letzten Geisselgliedern der hinteren Antenne des Anceus Rhin. abgebildeten Riechfäden, welche, wenn man Spence Bate vergleicht, wohl allen Arten zuzukommen scheinen, sind auch hier vorhanden, sitzen bei meiner Form aber nicht, wie Kossmann's Abbildunng an A. Rhin. zeigt, am zweiten und dritten Gliede von dessen oberem Ende abgerückt, sondern gerade auf dem oberen Gelenkrande derselben. Das Endglied der Geissel trägt ausser dem Riechfaden und einer sehr langen feinen Borste, die auch Anc. Rhin. zukommt, noch zwei bis drei kürzere Borsten. Eine solche kommt auch dem zweiten und dritten Geisselgliede zu. —

Unter den Mundtheilen weichen die beiden Maxillenpaare von denen der bisher beschriebenen Formen ab. Die erste Maxille kann nicht wie die gleiche des Anc. Rhin. nach Kossmann mit einer Messerklinge verglichen werden, sondern nur etwa mit einem schwach gekrümmten und etwas zugespitzten Hohlmeissel. Mir scheint es nach ihrer Form nicht unwahrscheinlich, dass der scharfe Rand des freien Endes zum Eingraben in's Gewebe des Wirthes, die tiefe Hohlrinne zum Leiten der Nährflüssigkeit dienen könnte. Die zweite Maxille, die bei Anc. Rhin. sich von demselben Organ des Anceus maxillaris. (deren Abbildung bei Dohrn[2]) durch geringere Zahl und weiteres Auseinanderstehen der Zähne unterscheiden soll, besitzt bei meiner Form gerade eine grössere Zahl, 9, gegen 7 bei Anc. max. Unter ihnen sind nur die zwei oder drei letzten weit von den anderen und von einander abgerückt, die oberen ungefähr so dicht gedrängt, wie die der Mandibeln, ganz so dicht wie bei Anc. maxill., nach Dohrn's Zeichnung freilich auch hier nicht. Einer der obersten Zähne, der vierte oder fünfte, ist stets zweizackig oder richtiger eckig. An den Mandibeln zähle ich

---

1) On Praniza and Anceus and their Affinity to each. other. By C. Spence Bate, F. L. S. etc. in: The Annals and Magazin of Natural History. Third Series Vol. II 1858.

2) Untersuch. über Bau u. Entwicklung der Arthropoden. 4. Entwickl. u. Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XX. Leipzig 1870. p. 55—80.

nur neun Zähne, während Dohrn an der des Anc. maxill. elf abbildet. Auch am ersten Maxillarfuss finden sich einige Abweichungen. Die Ansicht Kossmann's, dass von den drei Endästen desselben der von Dohrn als Taster gedeutete mit einem der beiden anderen eine Zange bildet und daher wohl jene Deutung ausschliesst, muss ich durchaus theilen. Zugleich wird indes hier der Apparat noch weiter hochgradig complicirt. Der tasterartige Ast der Zange erreicht nämlich selbst lange nicht die Spitze des anderen, sondern es setzt sich von ihm erst eine feine Endklaue ab, die gegen jenen trifft. Allein auch diese kommt noch nicht an's Ende des gegenstehenden Astes heran. Wahrscheinlich zu ganz genauem Fassen stellt daher jener zweite Ast für sich schon ein feinstes Zängchen dar, indem sich an seiner Innenseite ebenfalls eine ganz feine Klaue einlenkt, die mit ihrer Spitze genau auf den Haken dieses Zangenastes trifft. Mit der von Kossmann an Anc. Rhin. abgebildeten einen Borste eben dieses Astes ist sie keineswegs zu verwechseln, da sie sich an der Innenseite, also an der Schneide, einlenkt und genau eine ebensolche Klaue darstellt, wie das Ende des tasterartigen Astes, welcher sie meist im geschlossenen Zustande des ganzen verdeckt.

Der Borstenbesatz jenes letzteren (tasterartigen) Endastes weicht ebenfalls bei meiner Form von der bei A. Rhin. und maxill. ab. Sechs Borsten entspringen hier in einer zusammenhängenden Gruppe, ohne dass wie dort tiefer nach unten noch einige folgten, und alle erscheinen stets hakenförmig gekrümmt. Der Aussenrand dieses Astes ist dazu, wie bei Anc. max., fein behaart oder wenigstens gesägt. — Der weiter unten am Maxillarfuss I. entspringende Anhang, den Kossmann wohl mit Recht als Taster ansieht (die Deutung des dritten Endastes bleibt dann allerdings schweben), weicht ebenfalls in seiner Form von dem des Anc. Rhin. ab, indem er, am freien Ende leicht keulenförmig angeschwollen mehr dem gleichen Theile bei Anc. maxill. ähnelt. Andererseits aber stimmt er mit dem des Anc. Rhin. im Besitz einer Borste überein, die hier an Länge dem ganzen Gebilde nahezu gleichkommt und geisselförmig geschwungen wenig starr erscheint.

Auch das kleine Anhängsel an der Basis unseres Gebildes ist vorhanden, doch ist es verhältnissmässig länger als bei Anc. max. und stärker als bei Anc. Rhin. und endet mit einem rundlichen Knopfe, nicht hakenförmig, wie bei

Anc. Rhin. Zu bemerken ist aber namentlich, dass bei meiner Form dieses letztere kleine Gebilde jedenfalls nicht, wie KOSSMANN und DOHRN es an ihren Formen abbilden, direkt vom Basalende des langen Anhanges entspringt, sondern erst dicht unter diesem von einer gesonderten Gelenkplatte, der auch jener Anhang mit verbreiterter Basis aufsitzt.

An den Pereiopoden, die bei Anc. Rhin. genau mit DOHRN's Abbildung einer dieser Extremitäten von Anc. max. übereinstimmen sollen, finde ich einige Abweichungen im Borstenbesatze, die indes vielleicht bloss in geringer Beachtung derselben seitens der Autoren begründet sind. Während in den bisher vorliegenden Abbildungen nur Haare, einfache Borsten oder Dorne und Fiederborsten gezeichnet sind, finden sich an den Pereiopoden meiner Form ausser diesen noch: einseitig gefiederte; bloss an der äussersten Spitze und dann bald einseitig, bald beiderseitig gefiederte; aussenseitig gefiederte — und innenseitig gezähnte; und endlich bloss einseitig gezähnte Borsten und Dorne. — Eine regelmässige Abstufung dieser Formen bietet der Dorn dar, welcher am Beginn (d. h. dem der Spitze resp. Endklaue zugewandten Ende) des vorletzten Gliedes eines jeden Pereiopods (mit Ausnahme des zweiten Maxillarfusses) innenseitig angebracht ist. Am ersten Pereiopodenpaare (das auf das zweite Maxillarfusspaar folgt), ist derselbe beiderseitig gefiedert, nur nehmen an der Innenseite die Fiederhaare nach der Basis des Dorns hin an Länge ab, so allmählig zu feiner Zähnelung hinführend. Am zweiten Paare findet sich der Dorn mit Fiederung bloss an der Spitze der Aussenseite, während die Innenseite fein gezähnelt oder gesägt ist. An den drei folgenden Paaren endlich ist der Dorn nur innenseitig gezähnt, an der Aussenseite völlig glatt. An der Basis der Endklaue jedes Pereiopods sitzen hier stets nur 2 Borsten gegen 4 bei Anc. max. (nach DOHRN).

KOSSMANN's Ansicht, dass die von DOHRN zwischen dem vorletzten und letzten Gliede gezeichnete und an sämmtlichen Pereiopoden deutliche kleine Scheibe (resp. ein nicht geschlossener Chitinring) ein Saugnapf sei, mag ich nicht wohl beipflichten. Mir scheint dieselbe zum Mechanismus des Gelenkes zu gehören, welches für das klauentragende Endglied einer grossen Ausgiebigkeit bedarf. Der zweite Maxillarfuss besitzt daher diesen Ring an der Einlenkestelle der an ihm mächtig starken und beweglichen Klaue an's Endglied.

Die Pleopoden stimmen mit denen anderer Formen überein.

Während aber nach DOHRN's Abbildung das Telson des Anc. max. auf seiner Rückseite völlig borstenlos ist, bei Anc. Rhin. nach KOSSMANN sich hier zwei Borsten finden, sind bei meiner Form deren vier vorhanden. Von diesen stehen zwei in der hinteren Hälfte des Telson, weit auseinander dem Rande desselben nahe, wohingegen die zwei anderen in der oberen Hälfte nahe zusammengerückt, zu beiden Seiten der Mittellängslinie angebracht sind.

Am Kopfe weichen endlich von der Zeichnung KOSSMANN's des Anc. Rhin. die sehr stark vorspringenden Ecken der Stirnplatte, zwischen den Antennenbasen und dem Auge ab.

Die Länge meiner grössten Exemplare beträgt 6 mm, die der kleinsten immer noch über 5 mm, gegen 4,5 der grössten von Anc. Rhin., die KOSSMANN gefunden.

Die Färbung ist im Pereion, namentlich in dessen hinterem Theile intensiv kastanienbraun, vom durchschimmernden Inhalte der Leberschläuche herrührend.

Zum Schluss seien noch einige Worte über die Befestigungsweise unserer Thiere am Wirthe gestattet. — Wie erwähnt, fand ich sämmtliche Exemplare in den Spritzlöchern eines Torpedo aus Ceylon, während ich die Nasen- und Kiemenspalten vergeblich danach durchsucht habe. Alle hingen völlig frei im Raume der Spritzlöcher, bloss mit dem Mundkegel in der Schleimhaut befestigt. Und zwar scheint es mir nach Exemplaren, die ich mit kleinen Gewebsstücken herauspräparirte, dass in der Ruhe einzig die gezähnten Mundtheile, vor allem die Mandibeln zum Festhalten verwandt werden, während die mit Klauen bewährten Beine vielleicht nur in Momenten in Nutzniessung gezogen werden, wo ein besonders starkes Anklammern noththut, beim Aufsuchen einer neuen Ansatzstelle u. s. w. Selbst das zweite Maxillarfusspaar scheint nicht direkt beim Anhaften betheiligt, da ich seine Endklaue meist umgeschlagen mit der Wölbung des Rückens gegen die Schleimhaut des Spritzloches gestemmt fand. Freilich liegt ja hier eine Loslösung im Tode und die Möglichkeit einer dadurch bedingten nicht mehr ganz natürlichen Stellung nahe.

Jena, 13. Oktober 1884.

Tafelerklärung.

Fig. 1. *a* Vordere Antenne, *b* Hintere Antenne — ihren Borstenbesatz zeigend.

Fig. 2. Spitze der Maxille I.
a Schräg auf die Hohlfläche der Rinne.
b Von der Seite gesehen. Vergr. 325.

Fig. 3. Spitze der Maxille II. Verg. 325.
z Ihr zweizackiger Zahn.

Fig. 4. Spitze des Maxilliped. I. Vergr. 325.

Fig. 5. Erstes Maxillipedenpaar in natürlicher Stellung von der Unterseite gesehen.
bgl Basalglied der Maxillipeden.
a Grosser unterer Anhang (Taster?).
gp Gelenkplatte für letzteren und für ein kleines Anhängsel, das hier nicht sichtbar ist. Vergr. 75.

Fig. 6. Untere Anhänge des Maxilliped. I. Vergr. 325.
a Grosser Anhang (Taster?).
glb Geisselborste des Anhangs *a*.
b Kleines Anhängsel.
gp Gelenkplatte für beide unteren Anhänge.

Fig. 7. Telson mit seinen 4 Borsten.
g Grenze der geraden Telsonmuskelbündel, durch welche die Lage des oberen Borstenpaares deutlich gemacht werden soll.

Ueber ein neues Gesetz der Variation.

Von

W. K. Brooks,

John Hopkin's Universität in Baltimore.

Dr. Düsing hat in seiner interessanten und sehr gedankenreichen Schrift [1]) über die Gesetze, welche das Geschlecht reguliren (Diese Zeitschrift XVI und XVII), viele Beweise dafür gegeben, dass bei Menschen, Tieren und Pflanzen günstige äussere Verhältnisse ein Anwachsen in der Zahl der Geburten von weiblichen Kindern verursachen, während ungünstige äussere Verhältnisse ein Zunehmen der männlichen Geburten bewirken.

Sein Beweis scheint darzuthun, dass wir sein Resultat als eine wissenschaftliche Verallgemeinerung acceptieren müssen, und Jeder wird den sehr grossen Wert derselben anerkennen.

Ich möchte indessen einige wenige Worte hinsichtlich ihrer Bedeutung sagen, denn ich glaube, dass sie nur ein Teil einer noch weiteren Verallgemeinerung ist und dass ihr eigentlicher Sinn nur erkannt werden kann, wenn sie als ein Teil eines noch fundamentaleren Naturgesetzes angesehen wird.

Wenn eine Species, welche unter günstigen Bedingungen lebt, fähig ist zu prosperieren und sich zu vermehren mittelst der wenigen Männchen oder, wie bei solchen Tieren und Pflanzen, die sich parthenogenetisch oder asexuell fortpflanzen, selbst ganz ohne Männchen, so fragt es sich, warum die Männchen nützlich sein können, wenn die äusseren Umstände ungünstig werden.

Ich glaube, dass wir in diesem Umstand, der in Düsing's Schrift so wohl dargestellt ist, die durch natürliche Zuchtwahl entwickelte Anpassung haben, dass eine Variation dann hervorgebracht wird, wenn sie nützlich ist.

---

[1]) Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen von Dr. Karl Düsing. Mit einer Vorrede von W. Preyer. Jena, Fischer 1884.

Ich habe mittelst einer andern Beweisart zu zeigen versucht, dass die beiden Geschlechtselemente bei allen höheren Pflanzen und den meisten Metazoen durch Arbeitsteilung besondere Functionen erhalten haben: dass die männliche Zelle die Variation verursacht, während das Ei die erblichen Charactere der Species überträgt.

Meine Gründe für diesen Schluss, die vollständig in einem Werk „Heredity" (Baltimore 1883) aufgestellt sind, lauten kurz wie folgt:

1. Die Homologie zwischen dem Ei und der männlichen Zelle bietet keinen Grund zu glauben, dass ihre Funktionen jetzt dieselben sind, denn die Homologie zeigt nur, dass sie in früherer Zeit einmal die gleichen gewesen sind.

2. Die Möglichkeit der Parthenogenesis zeigt, dass das Ei alle Grundeigenschaften der Species übertragen kann.

3. Das Studium der wechselseitigen Kreuzungen zeigt, dass das Ei und die männliche Zelle nicht denselben Einfluss haben, und es giebt viele Gründe anzunehmen, dass das Ei die bereits befestigten Eigenschaften, die männliche Zelle aber die neueren Modificationen überträgt.

4. Wenn ein weiblicher Bastard gekreuzt wird mit einem Männchen von den reinen Formen der Eltern, so sind die Kinder weniger variabel als jene, welche von einem reinen Weibchen geboren wurden, das mit einem männlichen Bastard gekreuzt wurde.

5. Organismen, welche aus befruchteten Eiern oder Samen hervorgingen, sind viel mehr variabel als jene, welche ungeschlechtlich producirt wurden, und die parthenogenetischen Bienen sind die am wenigsten variablen domesticierten Tiere.

6. Eine Variation, welche zuerst in einem Männchen erscheint, hat viel mehr Wahrscheinlichkeit erblich zu werden als eine solche, welche zuerst in einem Weibchen erscheint.

7. Organe, welche auf die männlichen Individuen beschränkt sind, oder welche bei den Männchen eine wichtigere Funktion haben als bei den Weibchen, sind viel mehr variabel als Organe, welche auf die Weibchen beschränkt sind, oder Organe, welche bei den Weibchen eine grössere funktionelle Wichtigkeit haben als bei den Männchen.

8. Durch das ganze Tierreich hindurch finden wir mit wenigen Ausnahmen, dass überall, wo die Geschlechter getrennt und von einander verschieden sind, die Männchen von verwandten Arten mehr von einander verschieden sind als die Weibchen und dass das erwachsene Männchen von dem Jungen mehr verschieden ist als das Weibchen.

9. Wir finden auch, dass die Männchen variabler sind als die Weibchen und dass das Männchen in der Entwickelung neuer Arten vorangeht und das Weibchen folgt. Dies kann nicht auf geschlechtliche Auswahl zurückgeführt werden, denn es bewährt sich in ausgedehntem Masse bei den domesticierten Tauben, die von dem Züchter gepaart und nicht wie die Hühner wegen einer Geschlechtseigenthümlichkeit ausgewählt werden.

Ich glaube, dass durch diese Thatsachen und durch viele andere, welche in dem oben erwähnten Buche wiedergegeben sind, gezeigt ist, dass es die Funktion des Eies ist, die Eigenschaften der Species zu übertragen und das festzuhalten, was in der Vergangenheit erworben wurde; dass die Vereinigung der beiden Sexualelemente entwickelt wurde, weil dadurch für Variabilität gesorgt ist; und dass das männliche Element nach und nach durch Arbeitsteilung die besondere Function erlangte, Variabilität hervorzurufen und den Aenderungen der Lebensbedingungen entgegenzukommen.

Nun ist es klar, dass, solange die Lebensbedingungen günstig bleiben, Variation nicht nötig ist, dass aber immer, wenn ein ungünstiger Wechsel stattfindet, Variation notwendig wird, so dass die Harmonie zwischen Organismus und Umgebung wiederhergestellt wird.

Wenn meine Ansicht richtig ist, so haben wir in Düsing's Resultaten ein Beispiel der Wirkung einer der grössten und schönsten und weitreichenden aller Anpassungen, welche jemals in der Natur entdeckt worden sind, eine Anpassung, mittelst welcher jeder Organismus ungeändert bleibt, so lange als keine Aenderung nötig ist, während er zu variieren beginnt, sobald Variation und Rassenmodification nützlich sind.

Der Ueberschuss von männlichen Geburten bei gefangenen Raubvögeln und fleischfressenden Säugetieren und bei uncivilisirten Menschenrassen, die plötzlich in Berührung mit der Civilisation gebracht wurden, welche das Erzeugnis von tausend Jahren in Europa gewesen ist, muss angesehen werden als die letzte Anstrengung der Natur, eine Aenderung hervorzubringen, welche sie für ihre Umgebung passend macht.

Es ist wahr, dass Düsing selbst eine andere Erklärung giebt und sagt, dass der Ueberschuss an männlichen Geburten unter ungünstigen Bedingungen den Nutzen hat, einer starken Inzucht vorzubeugen. Dies ist ohne Zweifel richtig, aber ich glaube, es ist bloss ein Teil der Wahrheit.

Er sagt, dass Inzucht abnehmende Fruchtbarkeit, kleine Gestalt und einen allgemeinen Verlust an Lebensfähigkeit und Kraft verursacht und dass der Nutzen der Kreuzung darin besteht, dies zu verhüten. Er zeigt, dass die schlimmen Wirkungen am grössten sind, wenn die äussern Verhältnisse ungünstig sind, und dass eine sehr günstige Umgebung sie vollständig wiederaufheben kann. Eine Kreuzung ist daher am nötigsten und wichtigsten, wenn die Lebensbedingungen am wenigsten günstig sind, und sie ist am wenigsten wichtig, wenn diese am günstigsten sind, und in einer sehr günstigen Umgebung kann ein Organismus sich in einer unbegrenzten Zahl von Generationen ungeschlechtlich oder parthenogenetisch vermehren, obgleich Männchen und befruchtete Eier erscheinen, sobald die Zeit der Prosperität zu Ende geht.

Dies ist alles richtig; aber wir müssen uns erinnern, dass eine schädliche Eigenschaft nicht durch natürliche Zuchtwahl entwickelt werden kann und dass die schädlichen Wirkungen der Inzucht nicht ursprünglich sein können. Die Eigenschaft, welche gezüchtet wurde, ist die Nützlichkeit der Kreuzung, und die schädlichen Wirkungen der Inzucht sind secundär.

Warum soll nun eine Kreuzung in ungünstiger Umgebung nützlicher sein als in einer günstigen?

Nur deshalb, weil Kreuzung Variabilität giebt und weil Variation nicht vorteilhaft ist, wenn jeder andere Umstand günstig ist, während sie nützlich ist, wenn die andern Umstände ungünstig sind.

Wenn zwei Arten oder Varietäten unter denselben ungünstigen Lebensbedingungen stehen und wenn die gekreuzten Nachkommen stärker und fruchtbarer bei der einen, bei der andern aber die Kinder von nah verwandten Eltern fruchtbarer sind, so wird die Befestigung einer erblichen günstigen Variation bei der ersten Art viel wahrscheinlicher sein als bei der zweiten, und die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass die erstere schliesslich die zweite vertilgen wird.

Wenn die Lebensbedingungen indessen günstig sind und keine Variation nötig ist, so werden die Kreuzungsproducte keinen Nutzen haben und nicht ausgewählt werden.

Auch ist es von Nutzen für die Species, dass alle Individuen stark und fruchtbar sind, wenn nicht ein besonderer Grund vorliegt, warum sie schwach und unfruchtbar sein sollen. Wenn die Lebensbedingungen günstig sind, so liegt kein solcher Grund vor, und alle sind gleich fruchtbar; wenn aber die Bedingungen ungünstig werden, ist Variation nötig; und es ist daher der Species als Ganzem

nützlich, dass diese Individuen, welche die meiste Wahrscheinlichkeit haben zu variiren — die Kreuzungsproducte — am gesundesten und fruchtbarsten sind und jene, bei denen am wenigsten Variation erwartet werden kann, am wenigsten fruchtbar sind.

Hieraus finden wir, dass, wenn die Lebensbedingungen sehr günstig sind, die Kinder nahverwandter Eltern oder jene, welche nur einen Erzeuger haben, oder die ungeschlechtlich Erzeugten ebenso stark und fruchtbar sind, als jene von weit verschiedenen Eltern; und wir finden daher die Männchen spärlich oder sie fehlen sogar.

Wenn die Lebensbedingungen ungünstig sind, so werden Blutsverwandtschaften unfruchtbar, ein Ueberschuss von Männchen wird producirt, und die Kinder einer Kreuzung sind besonders fruchtbar. Variation wird also gerade dann am wahrscheinlichsten sein, wenn sie am notwendigsten ist.

Baltimore, 21. September 1884.

Bemerkungen zu vorstehendem Aufsatze

von

C. Düsing.

Prof. Brooks hat in seinem ausserordentlich interessanten Werke „Heredity“ eine Theorie aufgestellt, welche namentlich darauf hinausläuft, die Entstehung der Variation zu erklären. Darwin hatte sicherlich nur deshalb angenommen, die Variationen seien zufällig, weil er noch keine Ursache derselben kannte. Wie jede andere Naturerscheinung, so muss aber auch die Variation eine Ursache haben. Diese Ursache ist nun von Brooks aufgefunden worden. Er sagt nämlich, dass veränderte äussere Umstände Variation zur Folge haben. Und zwar ist dies eine nützliche Eigenschaft der Organismen, da nur diejenigen, welche unter veränderten Umständen nicht dieselben bleiben, sondern sich ebenfalls ändern, sich an die neuen Verhältnisse anpassen und weiter existieren können. Er beweist diesen Satz durch eine grosse Zahl von Thatsachen, die in seiner Schrift mitgeteilt sind.

In bezug auf die Variation verhalten sich nun die beiden Geschlechter nicht gleich, sondern es ist besonders das männliche Geschlecht, welches zur Variation neigt. Auf die Nachkommen

vererbt dann besonders das Männchen diese Variationen, wie überhaupt alle neu erworbenen Eigenschaften, während die Grundcharactere der Art von dem Weibchen vererbt werden. Alles dieses wird durch eine so grosse Zahl von Thatsachen gestützt, dass an der Richtigkeit dieser Sätze kein Zweifel mehr gehegt werden kann.

Wenn es die Männchen sind, welche variiren, so sind sie es auch, welche neue Eigenschaften zuerst annehmen, bei der Entwickelung neuer Arten also vorangehen, während das Weibchen folgt. Die Eigentümlichkeiten der Species sind daher beim Männchen am schärfsten ausgeprägt, während das Weibchen sowohl dem Jungen wie auch den verwandten Arten weit ähnlicher sieht. Indessen scheint es mir, als ob Brooks in der Annahme, dass das Weibchen überhaupt gar nicht variire, zu weit gegangen wäre. Wenn es auch nicht unmöglich ist, so scheint es doch ausserordentlich unwahrscheinlich zu sein, dass die Geschlechtscharactere des Weibchens, z. B. die Milchdrüsen der Säugetiere, zuerst beim männlichen Geschlecht aufgetreten seien. Wenn die Weibchen gar nicht variirten, so hätte auch die weitere Ausbildung der Milchdrüsen zuerst bei den Männchen stattfinden müssen, bei denen sie später erst wieder reduciert worden wären. Weit einfacher ist es, bei der bisher allgemein gültigen Ansicht zu bleiben, dass das Weibchen ebenfalls variirt — allerdings in weit geringerem Masse, als das Männchen.

Der beste Beweis für die Variabilität des weiblichen Geschlechtes zeigt sich bei der parthenogenetischen Fortpflanzung. Bei den Daphniden z. B. haben die parthenogenetischen Weibchen neue Eigenschaften erworben, welche sie von den Geschlechtsweibchen unterscheiden; sie sind z. B. nicht mehr befruchtungsfähig. Diese Eigenschaft können sie erst später erlangt haben, als sie bereits ungeschlechtlich producierte Jungfernweibchen waren, an einen männlichen Ursprung kann nicht gedacht werden. Es ist dies ein sicherer Beweis, dass auch die ungeschlechtlich producierten Weibchen variiren.

Obgleich Brooks in seinem Werke auf die Möglichkeit eines männlichen Ursprunges der weiblichen Geschlechtscharactere hingewiesen hat [1]), so scheint er doch seine Meinung schon berichtigt zu haben, da er in dem oben stehenden Aufsatze unter 6) zugiebt, dass auch das Weibchen variiren kann, wenn auch seine Variation im allgemeinen nicht so stark ist, als die des Männchens. —

[1]) Heredity, p. 240.

Lange nachdem Brooks seine Schrift veröffentlicht hatte, erhielt er Kenntnis von meiner Theorie über die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses und fand in derselben eine neue Bestätigung seiner Theorie. Und mit Recht, denn beide Theorien ergänzen und stützen sich gegenseitig.

Im zweiten Teile meiner Theorie (welcher streng vom ersten zu sondern ist, wie ich nicht genug hervorheben kann) war durch eine mehr als genügend grosse Zahl von Thatsachen bewiesen worden, dass unter günstigen äusseren Verhältnissen mehr Weibchen, unter ungünstigen mehr Männchen erzeugt werden. Und zwar ist dies eine durch natürliche Zuchtwahl erworbene nützliche Eigenschaft. Denn unter ungünstigen Umständen ist es für die Fortexistenz besser, wenn weniger Nachkommen produciert werden, nur etwa so viel, als unter solchen Verhältnissen leben und gedeihen können. Wenn die Umstände sich also verschlimmern und mehr Männchen produciert werden, so verringert sich die Vermehrung, da sie besonders von der Zahl der Weibchen abhängt. Ein zweiter Grund liegt darin, dass die Männchen im allgemeinen weniger Nahrung, namentlich zu ihrer Geschlechtsthätigkeit bedürfen, als die Weibchen und daher bei verminderter Nahrung ein Männchen weit eher existieren und seine Funktionen verrichten kann, als ein Weibchen. Ein dritter Grund liegt darin, dass unter ungünstigen Umständen Inzucht ausserordentlich schädlich und es die Aufgabe der Männchen ist, solche zu vermeiden. Je mehr Männchen unter ungünstigen Umständen vorhanden sind, desto mehr Kreuzung findet statt, desto kräftigere Individuen werden erzeugt, die den erschwerten Kampf ums Dasein aushalten können [2]).

Aus der Theorie von Brooks folgt nun ein neuer Grund, warum es nützlich ist, unter ungünstigen Verhältnissen mehr Männchen zu producieren. Nach Brooks ist unter ungünstigen Umständen Variabilität nützlich, weil nur mit ihrer Hülfe eine Anpassung an die neuen Verhältnisse stattfinden, also eine neue Art entstehen kann. Wenn nun unter solchen Umständen mehr Männchen produciert werden, die, wie Brooks nachgewiesen hat, mehr variiren, als die Weibchen, so wird die Variation um so

---

[2]) Alles dieses ist hier nur kurz angedeutet. Die genauere Auseinandersetzung, sowie der Beweis durch Thatsachen findet sich in meinem Buche: Ueber die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses etc. p. 121.

stärker sein. Ferner auch deshalb, weil, wie in meinem Buche ausführlich erörtert ist, bei einer grösseren Zahl von Männchen die Kreuzung stärker ist, und eine Kreuzung, wie BROOKS durch Thatsachen beweist, die Variation vergrössert. Es hat also eine Mehrproduction von Männchen eine verstärkte Variation zur Folge. Die Variation ist aber nothwendig bei der Entstehung einer neuen Art und daher, weil die Variation nützlich, auch die Mehrproduction von Männchen unter ungünstigen Umständen nützlich. — Diese Schlüsse sind unzweifelhaft richtig, und es bestätigen sich demnach beide Theorien gegenseitig.

Die Consequenzen gehen indessen noch weiter. Unter ungünstigen Umständen werden mehr Männchen erzeugt. Da diese stark variiren, so sind die Individuen im allgemeinen einander unähnlicher, als wenn mehr Weibchen produciert worden wären. Bereits früher [1]) habe ich darauf hingewiesen, dass Inzucht nicht etwa nur in der Mischung verwandter, sondern auch ähnlicher Tiere besteht und dass Verwandtschaft nur deswegen in betracht kommt, weil mit ihr im allgemeinen Aehnlichkeit der Eigenschaften verbunden ist. Dies wird bewiesen durch die Thatsache, dass nach einer starken Kreuzung Verwandten-Inzucht lange unschädlich ist. Die Kreuzungsproducte variiren stark, sind also einander sehr unähnlich und können ohne Schaden mit einander gepaart werden, selbst wenn sie nahe verwandt sind. Je unähnlicher die Individuen einander sind, desto mehr Kreuzung wird unter sonst gleichen Umständen stattfinden. Je mehr Männchen also vorhanden sind, desto stärker wird die Kreuzung sein und zwar nicht blos deswegen, weil die Stärke der Kreuzung besonders von der Zahl der Männchen abhängt, sondern auch deshalb, weil gerade die Männchen am meisten variiren, also einander weit unähnlicher sind, als die Weibchen. Dass nun unter ungünstigen Verhältnissen die Kreuzung und damit auch die Production von Männchen nützlich ist, wurde bereits erwähnt. Wir haben also einen neuen Grund gefunden, warum die Production der beiden Geschlechter den äusseren Verhältnissen gemäss reguliert wird. —

Wie bei der Aufstellung einer jeden Theorie zuerst eine Menge Einwürfe auftauchen, so lassen sich auch gegen die von BROOKS einige Bedenken erheben.

Wenn die Mutter nur die Charactere der Species vererbt, so müssten bei der parthenogenetischen Fortpflanzung immer nur die-

[1]) DÜSING, Regulierung des Geschlechtsverhältnisses, p. 242.

selben Tiere wie die Mutter erzeugt werden. Dies aber ist nicht der Fall. Im Ueberfluss werden immer nur Jungfern-Weibchen geboren d. h. solche, welche ohne Männchen wieder Junge producieren. Sobald aber Mangel eintritt, hört diese starke Vermehrung auf, es werden nicht mehr Jungfernweibchen, sondern befruchtungsfähige Weibchen und Männchen geboren, die also nicht die Eigenschaften der Mutter besitzen. — Indessen könnte man doch darauf hinweisen, dass es sich hier nicht um eine Variation und auch nicht um das Auftreten von neu erworbenen Eigenschaften handelt, sondern dass auch die Eigenschaften dieser Geschlechtsgeneration zu den Grundcharacteren der Species gehören. Die Jungfernweibchen vererben nicht nur ihre eigenen Eigenschaften, sondern auch die Tendenz unter Umständen — nämlich im Falle eines Mangels — Tiere mit den Eigenschaften der Geschlechtsgeneration zu producieren.

Die Eigenschaften, wodurch sich die Menschen von einander unterscheiden, sind Variationen oder Eigenschaften, die erst kurz vorher erworben wurden. Diese — es sind die, worauf man am meisten achtet — muss der Mann vererben, es muss also das Kind in seinen Eigentümlichkeiten dem Vater gleichen — oder wenigstens durchschnittlich dem Vater mehr, als der Mutter. Im allgemeinen ist dies schwer zu untersuchen, aber es giebt doch Fälle, die uns Aufschluss geben können. Ein Christ mit hellen Haaren und blauen Augen ist mit einer Jüdin verheiratet; aber die zwei Kinder tragen jüdischen Typus. Wenn nun die Eigenschaften der Juden nicht zu den Grundcharacteren der Species gehören, so geht hieraus hervor, dass im Gegensatze zu der Theorie von Brooks auch neu erworbene Eigentümlichkeiten von der Mutter vererbt werden können. Ist die Mutter Negerin, der Vater ein Weisser, so werden stets Mulatten erzeugt. Wenn also die Theorie von Brooks richtig ist, so müssen auch die Eigenschaften, welche den Neger vom Weissen, den Juden vom Christen unterscheiden, zu den seit sehr langer Zeit erworbenen Eigenschaften gerechnet, als Grundeigenschaften einer besonderen Rasse angesehen werden und daher von der Mutter vererbt werden können.

Wie man sieht, lassen sich auch gewichtigere Bedenken gegen die Theorie nicht unschwer beseitigen. —

Worauf hier besonderes Gewicht gelegt werden sollte, ist die Uebereinstimmung der Theorie von Brooks und derjenigen von mir. Beide vollständig unabhängig von einander aufgestellten Theorien erhöhen hierdurch gegenseitig das Vertrauen, das wir

zu ihnen haben dürfen, ohne dass aber die eine Theorie gefährdet wird, falls sich die andere als ganz oder teilweise unrichtig ergeben sollte, was bei dem augenblicklichen Stand der Thatsachen selbst eine unparteiische Beurteilung für fast unmöglich halten muss. —

In meinem Buche über die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses hatte ich auch die wenigen Thatsachen angeführt, welche der Theorie zu widersprechen schienen, um auf diese Weise eine vollständig unparteiische Beurteilung zu ermöglichen. Eins der wichtigsten Bedenken war folgendes. Bei Gelegenheit [1]) der Aufzählung der Thatsachen, welche beweisen, dass das weibliche Genitalsystem empfindlicher ist gegen Schwankungen in der Ernährung, wurde eine Bemerkung Darwins [2]) angeführt, welche diesem zu widersprechen schien. Sie lautet: „Pflanzen im Zustande der Cultur oder unter veränderten Lebensbedingungen werden häufig steril, und die männlichen Organe werden viel häufiger affiziert, als die weiblichen, obschon zuweilen die letzeren allein affiziert werden.“ Schon in meinem Buche habe ich darauf hingewiesen, dass es sich hier ohne Zweifel nicht um die Ausbildung der männlichen Elemente, sondern nur um die Contabescenz der Antheren handelt, auf welche Darwin an einer anderen Stelle näher eingeht [3]). Wenn das weibliche Genitalsystem so empfindlich reagiert auf eine Verminderung der Ernährung, so tritt in dieser Änderung vor allem die Tendenz hervor, die Production von Eiern, also die Reproduction zu vermindern. Bei der Contabescenz aber sind die männlichen Geschlechtsproducte ausgebildet, sie werden nur nicht ausgestreut. Durch die Theorie von Brooks erklärt sich dies sehr einfach und leicht. Es handelt sich hier um eine Variation, und diese tritt beim männlichen Geschlecht häufiger auf, als beim weiblichen, weil eben das männliche stärker variirt, als das weibliche. Dass es sich nun wirklich um eine Variation handelt und nicht um eine vorübergehende Reaction des Genitalsystems, geht daraus hervor, dass diese Eigenthümlichkeit erblich ist, sie wird nämlich durch Senker, Ableger und dergl. und vielleicht auch durch Samen fortgepflanzt. Wenn dagegen

---

1) Düsing, Regulierung des Geschlechtsverhältnisses, p. 137.

2) Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Uebers. v. Carus, p. 245.

3) Darwin, Das Variiren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Übersetzt von Carus. p. 163.

das weibliche Genitalsystem gegen eine Verminderung der Ernährung reagiert, so wird die Ausbildung der Geschlechtsproducte vermindert und dies wird nicht vererbt, sondern das Genitalsystem der Nachkommen ist wieder abhängig von den Ernährungsbedingungen. Aus allen diesen Umständen geht hervor, dass es sich bei der Contabescenz nur um eine Variation handelt; und eine solche zeigt sich beim Männchen häufiger, als beim Weibchen. — Die Schwierigkeit, welche sich früher meiner Theorie zu bieten schien, ist hiermit geschwunden.

Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes.

Von

Dr. Max Scheit.

1. Zurückweisung der Annahme von Luftblasen in den Wasserleitungsorganen der Pflanzen.

Die Frage nach dem Luftgehalt der Wasserleitungsorgane ist für eine Theorie der Wasserleitung im Holze von der allergrössten Bedeutung, auf ihre Bejahung stützen sich sämmtliche neuere über die Wasserbewegung im Holze aufgestellte Theorieen. Bereits in meiner vorläufigen Mittheilung [1]) zog ich aus den mitgetheilten Erörterungen und Versuchen den Schluss, dass die wasserleitenden Organe entweder Wasser oder Wasserdampf, nicht aber Luft führen.

Es lag ursprünglich in meiner Absicht, genannte Frage demnächst in einer ausführlichen Arbeit über die Wasserleitung im Holze zu beantworten, und zwar gestützt auf ausführliche Beobachtungen und Untersuchungen; eine erst kürzlich erschienene Arbeit von Elfving [2]) veranlasst mich jedoch, dies schon jetzt zu thun. Genannter Autor behält in seiner Arbeit noch die Jamin'sche Kette als wasserhaltend bei mit der Ansicht, dass dieselbe nur die Längenbewegung einer Wassersäule als ein Ganzes hindere, während den einzelnen Wassertheilen innerhalb derselben vollständig freies Spiel gelassen sei, indem sie fortgeschafft und durch andere ersetzt werden könnten.

---

[1]) Bot. Z. 1884. No. 12. p. 182.

[2]) Ueber d. Transpirationsstrom i. d. Pfl. Abdr. aus „Acta Societatis Scientiarum Fennicae", Tom. XIV. Helsingfors 1884.

Mein oben mitgetheiltes Untersuchungsergebniss fertigt Elfving kurz mit den Worten ab:

„Dieser theoretisch abgeleiteten Behauptung gegenüber genügt es, auf die Thatsache hinzuweisen, dass jedes Stück Holz eine Menge Blasen enthält, die auch nach längerem Liegen in Wasser nicht verschwinden und folglich nicht nur Wasserdampf, sondern auch Luft enthalten."

Aus einer noch zu besprechenden Beobachtung schliesst dann Elfving: „Die Luftblasen entstehen also dann, wenn der Wasserverbrauch grösser ist als die Wasserzufuhr."

Um die auf Luftgehalt des trachealen Systems bezüglichen Angaben genügend erklären zu können, fragen wir zunächst:

„Wie kann überhaupt Luft in die Tracheen der unverletzten, lebenden Pflanze gelangen?"

Nur zwei Möglichkeiten sind vorhanden: Entweder dringt die Luft von aussen durch die Spaltöffnungen und Lenticellen in die Intercellularräume ein und von da durch Diffusion in die Lumina der Gefässe und Tracheiden, oder die Luft wird im absorbirten Zustande durch die Wurzeln aufgenommen und gelangt mit dem Transpirationswasser in die Wasserleitungsorgane, in deren Innern sie dann frei wird und sich in Blasenform ansammelt.

Was zunächst die erste Möglichkeit anbelangt, so ist dagegen anzuführen, dass eine einfache Communication der Spaltöffnungen mit den Gefässen nicht besteht, wie v. Höhnel [1]) nachgewiesen hat, ebensowenig eine solche mit den Intercellularen, die zwar nach Russow [2]) auch im Holze nicht ganz fehlen, wie Sanio [3]) jedoch bemerkt, gar zu selten vorkommen, um ihnen irgend welche physiologische Bedeutung beizulegen.

Nur für das Markstrahl- und Holzparenchym-Gewebe können die Intercellularen in Betracht kommen, insofern sie durch die Rinde bis zu den Lenticellen weiter verlaufend den Gasaustausch zwischen diesen lebensthätigen Geweben mit der Luft vermitteln.

Ebensowenig wie die anatomischen Verhältnisse für eine Diffusion der Luft durch die Membran der Wasserleitungselemente, sprechen auch die Versuche für eine solche, wie aus einem Ex-

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Luft- u. Saftbewegung i. d. Pfl. Berlin 1879.

[2]) Zur Kenntniss des Holzes etc. Bot. Centralbl. Bd. XIII. No. 1—5.

[3]) B. Centralbl. Bd. XX. No. 1.

periment von NÄGELI und SCHWENDENER[1]) hervorgeht, bei welchem selbst ein mehrere Wochen wirkender Druck von 2250 mm Hg keine Luft durch Tannenholz zu pressen vermochte. Beobachtungen BÖHM's, v. HÖHNEL's, WIESNER's, sowie die von mir selbst angestellten und in meiner vorläufigen Mittheilung[2]) näher beschriebenen führen zu demselben Resultate, und „ein vollständiger Abschluss erscheint, um mit SCHWENDENER[3]) zu reden, für ein Wasserreservoir naturgemäss, während er dies für die Durchlüftung nicht wäre."

Lässt sich durch Coniferenholz wirklich Luft pressen, was nur bei lufttrockenem Holze oder bei Zweigabschnitten mit trockenen Schnittflächen möglich ist, dann geht sie durch die Intercellularen, wie RUSSOW nachgewiesen hat[4]), indem er zugleich besonders auf das durch den Druck veranlasste Hervorsprühen der Luft hinwies, welches mit Sicherheit darauf schliessen lasse, dass die durchgetriebene Luft aus freien, nicht von einer permeablen Membran verschlossenen Hohlräumen entweiche.

Bei den SACHS'schen Untersuchungen[5]), sowie v. HÖHNEL's[6]) bleibt es nach RUSSOW (l. c. p. 102) ganz unsicher, ob die unter Druck entweichende Luft aus den Tracheen oder Intercellularen kommt, es sei auch hierdurch nicht bewiesen, dass bei sehr starker Verdünnung der Gefässluft Luft von aussen diffundiren kann, wie v. HÖHNEL (l. c.) anzunehmen geneigt ist. Auch SACHS[7]) spricht sich dahin aus, dass die Beobachtung eher gegen die Diffusion von der Rinde her, sowie gegen die Aufnahme der Luft durch die Wurzel im absorbirten Zustande zu sprechen scheine, bei genauerer Ueberlegung der obwaltenden Verhältnisse müsste man eher vermuthen, dass die Hohlräume des Holzes einer unverletzten Pflanze eigentlich geradezu luftleer sein könnten.

Die oben erwähnten Versuche berechtigen jedenfalls zu dem Schlusse, dass, so lange die Membranen feucht sind, wie es unter normalen Verhältnissen der Fall bei der lebenden Pflanze ist, keine Luft diffundiren kann, denn es lässt sich beweisen, dass selbst

---

1) „Das Mikroskop." §. 358.
2) l. c. p. 179 u. f.
3) „Die Schutzscheiden etc." Berlin 1882. kgl. Ak. d. W.
4) l. c. p. 103.
5) Arb. d. bot. Inst. i. Würzburg Bd. II. H. 2. p. 324.
6) B. Z. 1879. p. 21.
7) „Porosität d. Holzes" p. 324.

bei wochenlangem Einwirken eines Druckes von einer Grösse, wie er von aussen auf die geschlossene Pflanze nicht einwirkt, keine Luftdiffusion erfolgt.

Wie steht es nun mit der zweiten Möglichkeit für den Lufteintritt? SACHS (l. c.) lässt die Möglichkeit offen, dass das Imbibitionswasser ein wenig Luft mitnimmt, und dass diese dann in die Hohlräume diffundirt. Für uns als Gegner der „Imbibitionstheorie“ fällt diese Möglichkeit fort.

TH. HARTIG [1]) lässt die Möglichkeit zu, dass eine wechselnde Abscheidung und Wiederaufnahme der Holzluft in den Holzsaft stattfinde, wodurch eine Druck- oder Saugkraft bedingt werde, welche die Bewegung des Holzsaftes hervorriefe. Durch das physikalische Experiment glaubt unser Autor die Absonderung der Luft aus dem lufthaltigen Bodenwasser bei dessen Fortbewegung in capillaren Räumen bestätigt zu haben, er vergisst jedoch, dass in der lebenden Pflanze das Wasser erst protoplasmareiche Zellen passiren muss, ehe es in die durch Membranen verschlossenen Capillaren eindringt, während der Versuch mit unten geöffneten Capillaren angestellt wurde. Uns scheint es unwahrscheinlich, dass das Bodenwasser die noch im Wachsthum begriffenen wasseraufnehmenden Wurzelzellen durchdringt, ohne dass die in ihnen gelöste Luft für den Lebensprocess Verwendung gefunden hätte.

Sehen wir zu, ob diese Vermuthung durch die mikroskopische Beobachtung bestätigt wird.

TREVIRANUS [2]) glaubt an Holzlängsschnitten unter Wasser die allmähliche Contraktion von Luftblasen in den unverletzten Gefässen durch das eindringende Wasser, welches die vorher die Gefässe erfüllende Luft absorbire, beobachtet zu haben.

Ebenso giebt HOFMEISTER [3]) an, bei Untersuchung nicht zu dünner Längsschnitte unter Oel in sehr vielen engeren und weiteren Gefässen langgezogene Luftblasen gesehen zu haben.

TH. HARTIG [4]) führt an, dafs man sich vom Luftgehalt der Holzfaser überzeugen könne, wenn man aus lebendem Holze tangentiale Längsschnitte unter Wasser fertigt und solche noch im Wasser in den Oeltropfen der Objektplatten unter das Mikroskop bringt.

---

1) Bot. Z. 1861 u. 63.
2) Physiologie, §. 70. p. 117.
3) Verhandl. d. kgl. s. G. d. W. z. Leipzig Bd. 9. 1857. H. II u. III.
4) Bot. Z. 1863. No. 41.

Böhm[1]) sagt: „Werden zu irgend einer Jahreszeit nicht zu zarte Längsschnitte durch das fungirende Holz von Acer, Aesculus, Salix, Syringa, Tilia etc. bei mässiger Vergrösserung in einem Tropfen gewöhnlichen oder mit Kohlensäure gesättigten Wassers beobachtet, so sieht man, dass die Luftblasen in den Tracheen sich ausserordentlich stark contrahiren, zum Beweise, dass dieselben vor dem Einlegen der Präparate in Wasser eine sehr geringe Tension besassen."

Sachs[2]) schreibt: „An dünnen Längsschnitten, wenn sie in Wasser unter das Mikroskop gebracht werden, sind die Holzzellen oft mit umfangreichen Luftblasen erfüllt, deren Entfernung nur schwer gelingt."

Elfving[3]) endlich beobachtete das Entstehen von Blasen an den leicht zu isolirenden Fibrovasalsträngen von Plantago major in Glycerin. „Letzteres zieht Wasser aus den Gefässen heraus, und man kann mit dem Mikroskop direct sehen, wie an Stellen, wo vorher nur Flüssigkeit vorhanden war, plötzlich eine Blase entsteht und sich schnell vergrössert. Wenn das Wasser lufthaltig ist, so muss die Luft in den eben gebildeten Raum diffundiren, weil das Wasser bei dem verminderten Druck nicht so viel Luft wie früher zu absorbiren vermag. Die Luftblasen entstehen also dann, wenn der Wasserverbrauch grösser ist als die Wasserzufuhr."

Ist aber hiermit der Beweis geliefert, dass die beobachteten Blasen Luftblasen waren? Keineswegs, es können ebensogut Wasserdampfblasen gewesen sein, da kein Beweis für den Luftgehalt des Gefässinhaltes vorhanden ist. Die zweifelhaften Blasen müssen also behufs ihrer näheren Rekognoscirung auf ihr weiteres Verhalten geprüft werden.

Sehen wir z. B. einmal zu, wie sich in Glycerin eingeschlossene Luftblasen gegen Wasser verhalten.

Wir haben einen dünnen radialen Längsschnitt durch lufttrockenes Birkenholz in Glycerin unter das Mikroskop gebracht. Die Gefässe und Holzfasern enthalten eine Menge Blasen, erstere haben sich nur theilweise mit Glycerin gefüllt, ebenso die angeschnittenen Holzfasern, während die unverletzt und geschlossen gebliebenen gar kein Glycerin enthalten, sondern einen abge-

---

[1]) Bot. Z. 1881. No. 49 u. 50.

[2]) Poros. d. H. p. 317.

[3]) l. c. p. 15.

schlossenen dunklen Raum darstellen. Geben wir jetzt auf der einen Seite zum Objekt Wasser, während wir mittelst eines Streifens Fliesspapier auf der andern Glycerin entfernen, so sehen wir, wie sich die in den Gefässen eingeschlossenen Blasen verschieben, aus den Gefässmündungen und den beim Schneiden in der Gefässwandung entstandenen Oeffnungen austreten, sich abrunden, mit anderen ausgetretenen Blasen verschmelzen, ohne jedoch zu verschwinden, während die in den geschlossenen Holzfasern befindlichen Blasen ziemlich rasch durch eindringendes Wasser vollständig ausgefüllt und zum Verschwinden gebracht werden.

Wir nehmen jetzt das von Elfving benutzte Object in Untersuchung, und zwar zunächst ein isolirtes Blattbündel, welches längere Zeit an der Luft gelegen hat. In Wasser unter das Mikroskop gebracht, hellt sich allmählich das undurchsichtige Objekt auf, aus den Enden des Bündels strömen eine Menge kleiner Bläschen, die sich bald zu einer grösseren Blase vereinigen, welche sich stundenlang unverändert hält, falls man unter dem Deckgläschen das Wasser nicht ausgehen lässt. Es zeigt sich also, dass Luftblasen sich lange Zeit in Wasser unverändert halten, vorausgesetzt, dass das sie umgebende Wasser mit Luft gesättigt war; die im mitgetheilten Versuch austretenden Blasen rührten von der beim Austrocknen des Bündels in die Gefässe eingedrungenen Luft her, welche zum Theil von dem durch die Gefässwandung hindurch in die Gefässe eingedrungenen Wasser verdrängt worden war.

Wie in dem Birkenholzschnitt lassen auch in dem zuletzt beobachteten Objekt einige Blasen Contraktion beim Wasserzutritt erkennen; es geschieht dies aber wiederum nur in den geschlossenen Elementen, nämlich einestheils in den gefässartigen Tracheiden, in welche beim Austrocknen des Bündels wegen der Impermeabilität der Wandung für Luft solche nicht hatte eindringen können, anderntheils in den Zellen der Schutzscheide.

Wiederholen wir jetzt den Elfving'schen Versuch selbst, indem wir ein soeben aus dem Blatt isolirtes, nicht zu dickes Bündel in Glycerin unter dem Mikroskope beobachten. An verschiedenen Stellen der Gefässe entstehen rasch Blasen, die eine Jamin'sche Kette bilden, ersetzen wir, wie bei der zuerst mitgetheilten Beobachtung, das Glycerin durch Wasser, so verschwinden die Blasen ebenso schnell, als sie gekommen sind. Derselbe Vorgang wiederholt sich in den das Bündel umgebenden Schutzscheidenzellen, die Blasen verschwinden wie in den geschlossenen

Elementen der beiden vorher betrachteten Objekte; Luftblasen bleiben nun, wie wir gesehen, in Wasser lange Zeit unverändert, folglich können die sich contrahirenden Blasen keine Luftblasen sein, sondern Wasserdampfblasen, deren Vorhandensein zugleich beweist, dass im Inhalt der Wasserleitungselemente keine Luft aufgelöst ist. Wir dürfen daher nicht sagen „Luftblasen“, sondern Wasserdampfblasen entstehen dann, wenn der Wasserverbrauch grösser ist als die Wasserzufuhr, sobald die Wasserleitungselemente vor dem Eintritt der Aussenluft geschützt sind.

Man könnte einwenden, Wasserdampfblasen im Innern geöffneter Gefässe müssten im Entstehen sofort durch den an den Gefässenden auf das sie umgebende Wasser wirkenden Luftdruck condensirt werden. Dies wird jedoch durch das Zustandekommen einer JAMIN'schen Kette verhindert, welche bekanntlich dem Druck einen grossen Widerstand entgegensetzt.

Bemerkt sei noch, dass das verwendete Wasser keineswegs luftarm war, so dass es vielleicht die vorhandenen Blasen hätte absorbiren können, sondern es hatte mehrere Tage in einem flachen Gefäss mit der Luft in Berührung gestanden und sich mit solcher sättigen können.

Die zuletzt mitgetheilte Beobachtung lehrt zugleich, dass Wasser leicht die Schliesshäute zu durchdringen vermag, während Glycerin selbst bei 1 Atmosphärendruck nicht durch die Gefässwandung hindurch in die wasserdampferfüllten Räume gelangen kann.

Berücksichtigt man die bekannte für mikroskopische Dauerpräparate oft so störend werdende Eigenschaft des Glycerins, Luftblasen für lange Zeit festzuhalten, so stellt sich dieses als eines der geeignetsten Prüfungsmittel für den Luftgehalt der einzelnen Pflanzentheile heraus, will man z. B. wissen, ob zu irgend einer Zeit im wasserleitenden Holze Wasser enthalten ist oder Luft oder Wasserdampf, so braucht man nur mit einer Doppelscheere, wie sie VOLKENS [1]) bei seinen Versuchen anwandte, ein Zweigstück unter gefärbtem Glycerin abzuschneiden; lässt sich auch weniger deutlich der Wassergehalt nachweisen, so vermag man doch sicher zu entscheiden, ob Luft die Wasserleitungselemente erfüllt oder nicht. An den ebenfalls unter Glycerin angefertigten mikroskopischen Schnitten vermochte ich auf diese Weise in den Wasserleitungsorganen nie Luft nachzuweisen, nur in den

[1]) Diss. Berlin 1881.

Intercellularen des Markstrahl- und Holzparenchymgewebes gelang dies. Im Spätsommer zeigten sich sämmtliche durch den Schnitt geöffneten Holzelemente mit gefärbtem Glycerin injicirt, nur an einzelnen englumigen Holzfasern liess sich eine Contraktion von Blasen verfolgen, die meist stossweise von den Schnittenden her erfolgte und unzweideutig auf die Gegenwart von Wasserdampf innerhalb der sich mit Glycerin füllenden Elemente hinwies, während die geschlossen gebliebenen Fasern und Tracheiden nicht mit Glycerin injicirt wurden, wohl aber mit Wasser. Es empfielt sich daher, derartige Untersuchungen unter Anwendung von Glycerin sowohl als auch von Wasser zugleich anzustellen. Interessant ist es, zu beobachten, wie an den Tüpfeln der geschlossenen Elemente bei Anwendung von Wasser allmählich sich Wassertröpfchen ansammeln, die schnell sich vergrössern und mit einander verschmelzen, bis die Tracheide vollständig mit Wasser gefüllt ist.

Ich unterlasse es, auf die zahlreichen mikroskopischen Beobachtungen, die ich in dieser Hinsicht angestellt habe, näher einzugehen, das Mitgetheilte wird genügen, zu beweisen:

1) dass die in mikroskopischen Schnitten auftretenden Blasen nur dann Luftblasen sein können, wenn bei Herstellung des Schnittes der Zutritt der äusseren Luft nicht verhindert worden war;
2) dass auch mit dem Transpirationswasser keine Luft in die von ihm eingenommenen Holzelemente gelangt.

Es sei noch erwähnt, dass die von Malpighi, Niamentyd, Wolff, Thümmig, Hales für den Luftgehalt der Gefässe beigebrachten Beweise schon von Reichel für ungenügend befunden wurden [1]).

2. Folge des Oeffnens wasserdampferfüllter Holzelemente in verschiedenen Medien.

Nachdem wir nachgewiesen haben, dass unter Umständen Wasserdampf die Hohlräume des Holzes der unverletzten Pflanze erfüllen kann, nie aber Luft, ist es ein Leichtes, eine Reihe bekannter Erscheinungen und Versuchsresultate, die man zum Theil bisher als Belege für den Luftgehalt des Holzes anführte, auf ihre wahre Ursache zurückzuführen.

---

[1]) Sachs, Gesch. d. Bot. p. 524.

Gehen wir zunächst auf die Erscheinung des negativen Druckes ein.

Durchschneidet man wasserdampferfüllte Gefässe unter Hg oder einer gefärbten Flüssigkeit, so werden sie mit ausserordentlicher Geschwindigkeit auf weite Strecken hin injicirt, wie aus den in meiner vorläufigen Mittheilung mitgetheilten Versuchen ersichtlich ist [1]).

Die von COTTA [2]) gemachte Beobachtung, dass gefärbte Flüssigkeit in die von ihr umspülten Zweige bei ein und derselben Holzart zuweilen den ganzen Holzcylinder, bisweilen nur den äusseren, ein andermal gerade den inneren, oder gar nur einzelne gefärbte Punkte, oder nur eine Seite gefärbt zeigte, erklärt sich dahin, dass eben nur in die Elemente Flüssigkeit eindringen konnte, die gerade nicht durch eingedrungene Luft verstopft waren, sondern die entweder mit Wasser erfüllt von der Pflanze entnommen, oder durch Abschneiden unter Flüssigkeit vor Berührung mit Luft geschützt wurden.

Nach den verschiedensten Seiten hin machen sich die Folgen des Anschneidens wasserdampferfüllter Hohlräume im Holze bemerkbar. Durchschneidet man z. B. einen krautigen Stengel zu der Zeit, zu welcher wenig oder kein flüssiges Wasser im Holze vorhanden ist, so wird der aus Schleimgängen oder Milchsaftgefässen in Folge der jetzt zur Geltung kommenden Gewebespannung hervorgepresste Schleim und Milchsaft durch den Luftdruck in die leeren oder wasserdampferfüllten Gefässe und Tracheiden gepresst, und diese oft auf weite Strecken hin damit injicirt, eine Erscheinung, die manche Forscher verleitete, einen Zusammenhang zwischen Gefässen und Milchsaftgängen anzunehmen.

Eine derartige Verstopfung der Wasserleitungsorgane durch Schleim ist, wie bereits v. HÖHNEL [3]) nachgewiesen hat, eine der häufigsten Ursachen des Welkens abgeschnittener, in Wasser gestellter Sprosse, aber schon der blosse Eintritt von Luft in die Gefässe genügt, um eine Verstopfung für Wasser zu bilden, wie auch SACHS [4]) vermuthet.

Lufttrockenes Splintholz von Coniferen lässt bekanntlich kein Wasser unter Druck filtriren, in diesem Falle, wie in dem vorher

---

[1]) Bot. Z. 1884 No. 13. p. 195 u. f.

[2]) „Naturbetrachtungen über d. Bewegung u. Funktion des Saftes i. d. Gew. etc." Weimar 1804.

[3]) Bot. Z. 1879.

[4]) Vorl. IX. p. 292.

mitgetheilten, haben wir es nur mit einer Verstopfung der Wasserleitungsröhren zu thun und nicht mit einer Veränderung der todten Holzwandung in Bezug auf Leitungsfähigkeit für Wasser.

Wenn es DUFOUR [1]) in seinen künstlichen Druckversuchen in einer beschränkten Anzahl von Fällen nicht gelang, Wasser durch eingekerbte oder geknickte Zweige zu pressen, so ist dies dem Umstande zuzuschreiben, dass vorher Luft in die Versuchsobjekte eingedrungen war und die Lumina des Holzes verstopft hatte für nachherige Wasserfiltration, wie ich an der Hand von Gegenversuchen bewiesen zu haben glaube [2]), sowie durch Hinweis auf den Umstand, dass durch die von DUFOUR angewendeten Manipulationen eine Unterbrechung der Communication innerhalb der Lumina der Wasserleitungsorgane nicht möglich ist; die an der lebenden, transpirirenden Pflanze bleibenden Versuchszweige blieben nicht deshalb frisch, weil der Transpirationsverlust durch Imbibitionswasser innerhalb der verholzten Membran ersetzt werden konnte, sondern weil der Luftzutritt verhindert war, die Luft konnte nur an den Einkerbungsstellen soweit eindringen, als geöffnete Elemente vorhanden waren, von den Schnitten blieben aber eine Menge Tracheiden unberührt, so dass zwischen beiden Kerben seitlich vermittelst Tracheiden dem Transpirationswasser der Weg durch die Schliessmembranen offen blieb; überwiegen zwischen den beiden Schnitten Gefässe oder längere Tracheiden und sind diese geöffnet, dann kann natürlich auch in diesem Falle Welken der am Baume belassenen Versuchszweige eintreten, wie es in Wirklichkeit bei einer Anzahl der von DUFOUR untersuchten Pflanzen der Fall war.

Es bleiben uns noch eine Reihe von Erscheinungen zu betrachten übrig, die scheinbar für den Luftgehalt des Holzes sprechen, in Wahrheit aber auf Eintritt von Luft beim Anschneiden und Oeffnen mit Wasserdampf erfüllter Räume, oder auf anderen noch zu besprechenden Ursachen beruhen.

Eine der bekanntesten Erscheinungen ist die, dass unter Wasser gehaltene Holzstücke aus den Hirnschnitten häufig Luftblasen austreten lassen, eine Erscheinung, die noch auffallender wird, wenn man, wie es bereits HALES [3]) that, das betreffende Holzstück mit einer Drahtzange drückt, oder noch besser, wenn

---

1) Vorl. Mitthl. aus „Arb. d. bot. Inst. i. Würzb. III. H. 1."

2) Bot. Z. 1884. No. 13. p. 196 u. f.

3) TREVIRANUS, Physiol. § 70. p. 117.

man es in warmes Wasser bringt oder unter Wasser dem Evacuationsraum der Luftpumpe anvertraut. Zunächst muss bemerkt werden, dass nur solches Holz unter diesen Verhältnissen Luft austreten lässt, welches längere Zeit mit der Luft in Berührung gewesen und nicht mit Wasser erfüllt war; Zweige, die unter Wasser abgeschnitten werden, lassen erst bei Behandlung mit der Luftpumpe Luft austreten.

Beim Abschneiden von Zweigen unter mit Luft gesättigtem Wasser vermochte ich in keinem Falle Luftaustritt zu bemerken. Da wir oben gesehen, dass in der geschlossenen Pflanze die Wasserleitungsorgane keine Luft führen, so muss die auch an den Schnittflächen gegen Lufteintritt von aussen geschützter Holzstücke unter der Luftpumpe austretende Luft aus den Intercellularen kommen, sowie aus dem umgebenden Wasser, von welchem sie absorbirt wurde.

Eine weitere Möglichkeit für den Ursprung der austretenden Luftblasen giebt uns Sachs[1]) an die Hand: „Lässt man wasserarmes Holz oder sonstige imbibitionsfähige Körper in lufthaltigem Wasser liegen, so bemerkt man sofort, dass bei der Einsaugung des Wassers an der Oberfläche des Körpers reichlich feinste Luftblasen abgeschieden werden, offenbar, weil das in die Häute eindringende Wasser die in ihm aufgelöste Luft abgiebt.“ Nördlinger[2]), welcher wahrscheinlich luftarmes Wasser zu seinen Versuchen anwandte, beobachtete dagegen fast keinen Luftaustritt aus den Schnittflächen kleinfingerlanger, im Dezember abgeschnittener und in Wasser gelegter Weidenzweigstücke, dagegen bemerkte er, dass die Zweigstücke in einer Stunde 10 % ihres Gewichtes an Wasser aufnahmen, ein Umstand, der auf Wasserdampfgehalt innerhalb geschlossener Tracheiden deutet.

Beim Luftaustritt aus trocknem oder wasserarmem Holze ist ausser den erwähnten Ursachen auch dem Umstande Rechnung zu tragen, dass beim Eintauchen solchen Holzes in Wasser die vor Allem an den porösen Schnittflächen haftende verdichtete Luftschicht sich in Blasengestalt loslöst wie von der Oberfläche irgend eines anderen in Wasser tauchenden Körpers.

Als Belege für das im Vorigen über den Ursprung der unter

---

1) Poros. d. H. p. 324.

2) Forstbotanik p. 85.

Umständen aus dem Holze austretenden Luft Gesagte mögen folgende Versuche gelten.

Von Betula alba, Acer platanoides, Syringa persica wurden am 17./IX. $12^{h.}$ m. Zweigstücke unter heissem Wasser abgeschnitten; nur an der Rinde und dem Mark, sowie den Lenticellen bei Betula traten feine Luftbläschen aus, ferner bei Ampelopsis auch aus dem Holze, an Grösse sich jedoch nicht von den aus den Rindenintercellularen austretenden Bläschen unterscheidend.

Betula alba am 16./IX. $12^{h.}$ m. unter Wasser von der Temperatur der Luft durchschnitten, zeigte keinen Luftaustritt, ein Abschnitt des Versuchszweiges darauf in Wasser von 51 ° C. geworfen, lies nach einiger Zeit an beiden Schnittflächen feine Luftbläschen austreten, die zum Theil aus dem beim Schneiden eingedrungenen Wasser stammen mochten, der Luftaustritt dauerte kaum 1 Minute.

Ein zweites in Luft abgeschnittenes, dann aber wie das vorige behandeltes Stück liess sofort Luft in grösserer Menge und in grösseren Blasen austreten. Im Allgemeinen erfolgte der Luftaustritt um so andauernder, je länger die Versuchsstücke vorher in Luft verweilt hatten.

Aus der Beobachtung, dass frisches Holz, welches man im Sommer aus dem Stamme oder Aste eines in Transpiration begriffenen Baumes herausschneidet und dann in Wasser wirft, schwimmt, lässt sich keineswegs der Luftgehalt der trachealen Elemente innerhalb der unverletzten Pflanze erschliessen, wie mehrere Forscher glaubten; das Schwimmen wird vielmehr durch die an den Schnittflächen in die leeren Lumina eingedrungene Luft bedingt, denn verhindert man den Eintritt der äusseren Luft dadurch, dass man die Zweigstücke unter Wasser abschneidet, so sinken sie entweder sofort oder nach kurzer Zeit unter, ohne dass Luftblasen an den Schnittflächen zum Vorschein kämen, während Zweigstücke, welche bereits längere Zeit in Luft verweilt haben, nicht untersinken, wie aus folgenden Versuchen ersichtlich ist.

Populus tremula. Am 12./VIII. $12^{h.}$ m. wurde ein 1 cm. dickes Zweigstück unter Wasser abgeschnitten, es sank sofort unter; ein zweites in Luft abgeschnittenes und sofort in Wasser geworfenes Stück sank erst nach einiger Zeit, ein drittes, welches 5 Minuten dem Luftzutritt ausgesetzt gewesen war, schwamm im Wasser, um erst am nächsten Tage zu sinken. Weitere Versuche ergaben, dass ein nochmaliges Durchschneiden der in Luft ab-

geschnittenen und in Wasser schwimmenden Objekte ein rasches Sinken derselben veranlasste, eine Erscheinung, welche auf das Vorhandensein abgeschlossener leerer Tracheiden hinweist, in welche vor dem zweiten Durchschneiden wegen der an den in Luft hergestellten Schnittflächen eingedrungenen Luft kein Wasser hatte eindringen können.

Salix caprea. Zweigstücke sanken, unter Wasser abgeschnitten, sowohl am 18./VI. als am 14./VIII., jedoch erst nach Entfernung des Markes.

Pinus silvestris. Am 15.|VIII. $3\frac{1}{2}$ h. p. m. wurde nach einem vorausgegangenen Regen ein Zweigstück unter Wasser abgeschnitten, es sank jedoch erst, nachdem die Rinde entfernt worden war. Ein in Luft abgeschnittenes Stück eines im Absterben begriffenen Zweiges schwamm trotz der Entrindung im Wasser, um erst zwei Tage später zu sinken.

Eigenthümlich verhielt sich Betula alba: Ein am 12.|VIII. unter Wasser abgeschnittenes Zweigstück sank nicht unter, sondern schwamm, ohne Luft austreten zu lassen. Auch trotz wiederholten Spaltens unter Wasser und zweitägigen Verweilens darin sank das Objekt nicht, einzelne kleinere aus den jüngsten Jahresringen stammende, mit scharfem Messer abgeschnittene Spänchen sanken aber zu Boden.

Auch ein nach andauerndem Regen am 14.|VIII. 9 h. a. m. unter Wasser erst geschältes und dann durchschnittenes Zweigstück schwamm trotz der Entfernung des Markes, ebenso ein 2 mm. dicker Querschnitt. Dasselbe Verhalten wurde noch am 9.|XI. 12 h. m. festgestellt, als bereits das Laub abgefallen war, doch zeigte sich ein Unterschied insofern, als die Holzstücke im Wasser schwebten und zwar wochenlang. Ebenso verhielten sich Corylus Avellana, Alnus glutinosa nach dem Laubabfall, als sich bereits ihr Holzkörper wieder mit Wasser gefüllt hatte, wie ein Abschneiden einiger Zweige unter Metylgrün zeigte, auf welches keine Injektion erfolgte.

Auch bereits am 18.|VI. 12 h. m. sanken bei bewölktem Himmel und durchnässtem Boden, sowie feuchter Luft unter Wasser abgeschnittene Zweigstücke von Betula, Corylus, Alnus und Carpinus betulus nicht, sie schwebten im Wasser, während 8 andere Holzarten zu gleicher Zeit unter denselben Verhältnissen untersanken. Auf das specifische Gewicht der Holzmembran lässt sich das eigenthümliche Verhalten der genannten Holzarten nicht zurückführen, denn es ist bei allen grösser als das des Wassers,

nämlich 1,4, wie ich als Durchschnitt von 3 auf verschiedene Art angestellten Bestimmungen ermittelte; der Luftzutritt war in den Versuchen ausgeschlossen gewesen, es liegt daher die Vermuthung nahe, dass der Luftgehalt eines stark entwickelten Intercellularsystems das Sinken verhindert. Da Intercellularen nun besonders dem Markstrahlgewebe im Holzkörper zukommen, so richtete ich mein Augenmerk auf das quantitative Vorkommen der genannten Gewebeart bei den genannten Objekten.

In der That zeigen die letzteren ein mächtig entwickeltes Markstrahlgewebe, und NÖRDLINGER[1]) führt Erle, Hasel und Hainbuche unter den Holzarten an, die bei uns die breitesten und höchsten Markstrahlen besitzen, er giebt an, dass bei ihnen die Markstrahlen handhoch sind. Bei der Birke sind die Markstrahlen nach gen. Autor weniger hoch (0,5 mm.) und schmal, dafür aber sind sie zahlreich, und wie ich constatiren konnte, mit grossen Intercellulargängen versehen, wie sich am besten an trocknen Schnitten unter Glycerin mikroskopisch nachweisen lässt.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der so oft als Stütze für die Annahme des Luftgehaltes des Holzes angeführten Blutungserscheinungen, wie sie an abgeschnittenen, erwärmten Zweigstücken auftreten.

Sie müssen nach den mitgetheilten Untersuchungen ebenfalls als eine Folge der von aussen in die angeschnittenen, nur zum Theil mit Wasser gefüllten, trachealen Elemente eingedrungenen Luft sein, so dass diese künstlich durch Luftexpansion hervorgerufene Wasserfiltration für die geschlossene Pflanze bedeutungslos ist.

Die nach Beobachtung von SACHS[2]) bei der Erhitzung frischen Holzes aus dem Querschnitt mit Heftigkeit heraussprühenden Gasblasen, die zugleich einen Theil des im Holze enthaltenen Wassers mit hinausschleudern, stammen entweder aus dem in den Hohlräumen des Holzes enthaltenen Wasser, von welchem sie jedoch erst bei der Berührung mit der Aussenluft absorbirt wurden, oder es sind Wasserdampfblasen, wie sie sich bei der Erhitzung von Wasser bilden.

Was das Auftreten von Luftblasen aus den Schnittflächen thränender Wurzelstöcke anbelangt, so ist darauf hinzuweisen, dass sie erst nach längerer Dauer des Saftausflusses auftreten.

---

[1]) „Technische Eigensch. d. H." p. 8. 511 u. ff.

[2]) Vorl. XVI. p. 320.

Ihr Erscheinen deutet, wie aus den Versuchen HOFMEISTER's [1]), DETMERS [2]) und anderer Forscher hervorgeht, auf beginnende Zersetzung an der Schnittfläche hin, wie auch PFEFFER [3]) vermuthet.

Die Abscheidung von Gasblasen aus thränenden Wurzelstöcken und Pflanzentheilen, sowie die Verwechselung von Wasserdampfblasen mit Luftblasen ausgenommen, lassen sich also, wie wir gesehen haben, sämmtliche auf Luftgehalt bezüglichen Beobachtungen durch den Eintritt der Aussenluft beim Anschneiden und Oeffnen wasserdampferfüllter, für Luft während ihres Geschlossenseins impermeabler Elemente erklären; die mitgetheilten Versuche bestätigen die durch Beobachtung und Versuch festgestellte Thatsache, dass innerhalb der Wasserleitungsorgane der geschlossenen Pflanze keine Luftblasen vorkommen.

Welches im Besonderen die Zeit ist, zu welcher Wasserdampf an Stelle des flüssigen Wassers in den Wasserleitungsorganen vorkommt, soll an einem anderen Orte untersucht werden, einstweilen sei nur darauf hingewiesen, dass für diese Zeit die Wasserbewegung eine andere sein muss als zu der Zeit, in welcher flüssiges Wasser die Wasserleitungselemente erfüllt. Ich hoffe demnächst den Nachweis liefern zu können, dass sich einestheils zur Zeit der Neubildung von Organen und organischer Substanz ein mit anorganischen Nährstoffen beladener Strom flüssigen Wassers ausschliesslich im Lumen der trachealen Elemente mit Hülfe des Wurzeldruckes und der Capillarität bewegt, wovon der erstere sich als treibende, die letztere als haltende Kraft erweisen wird; während anderntheils nach dem Aufhören der Wurzelthätigkeit und der Neubildung, sowie unter gewissen Umständen, eine Wasserbewegung auf dem Wege der Destillation stattfindet.

Nachtrag.

In einer mir erst nach Beendigung der vorliegenden Arbeit zu Gesicht gekommenen Abhandlung „Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen“[4]), welche ihre Besprechung demnächst

[1]) Flora 1862 p. 108.

[2]) Verhandl. d. königl. sächs. G. d. W. z. Leipzig 1877. p. 447.

[3]) Physiologie, Bd. I. p. 358.

[4]) Sep.-Abdr. aus Pringsheim's Jb. für wissenschfl. Bot. Bd. XV. H. 4. 1884. p. 628.

finden soll, erklärt GODLEWSKI die in meiner vorl. Mittheilung über „Die Wasserbewegung im Holze“ [1]) enthaltene Beweisführung für die Behauptung, dass in den Tracheiden und Gefässen keine Luft vorhanden sei, als für vollständig verfehlt. In wieweit diese Behauptung begründet ist, wird durch die vorangegangene Erweiterung meiner Beweisführung ersichtlich sein, in welcher auch die in den von GODLEWSKI „zur Belehrung über den Luftgehalt“ angeführten Arbeiten enthaltenen Angaben über den Luftgehalt des Holzes auch ohne besondere Besprechung ihre Erklärung finden werden.

Aus den von BÖHM [2]), sowie von FAIVRE und DUPRÉ [3]) angestellten Untersuchungen über die Zusammensetzung der in den Versuchsobjekten enthaltenen Gase sind keineswegs Schlüsse auf den Luftgehalt resp. Gasgehalt der trachealen Elemente zu machen, da bei diesen Versuchen einestheils die von aussen in die angeschnittenen und geöffneten Gefässe eingedrungene Luft mit zur Untersuchung kommt, falls die Elemente nicht mit Flüssigkeit erfüllt waren, anderntheils die aus den Intercellularen und angeschnittenen lebensthätigen Zellen ausströmenden Gase.

Höchst sonderbar nimmt sich die Bemerkung GODLEWSKI's aus: „Es ist ganz eigenthümlich, dass, nachdem man so lange Zeit hindurch die Tracheiden und Gefässe lauter Luft enthalten liess, man jetzt behaupten will, dass in diesen Elementen überhaupt gar keine Luft vorhanden ist“, bietet doch die Geschichte der verschiedensten Wissenschaften Beispiele genug, dass Ansichten, welche lange für wohlbegründet hingenommen worden waren, durch besser begründete verdrängt wurden!

Ausserdem steht meine als „eigenthümlich“ hingestellte Behauptung ja keineswegs unvermittelt da, ist doch bereits von SACHS, wie in vorliegender Arbeit gezeigt wurde, für möglich gehalten worden, dass die Wasserleitungselemente unter Umständen luftleer sein könnten. Ausserdem sind die Ansichten über den Inhalt der Gefässe noch gar nicht so lange Zeit übereinstimmend, wie GODLEWSKI anzunehmen scheint, der geschichtliche Ueberblick, den FAIVRE und DUPRÉ (l. c.) über dieselben anstellen, giebt darüber Belehrung.

---

1) Bot. Zeitung 1884, No. 12, 13.
2) Landwirthschaftl. Versuchsstationen, Bd. XXI, p. 373.
3) Ann. des sciences nat. 1866. p. 361.

Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër.

Von

Howard Ayers.

Hierzu Tafel XVI — XVIII.

Einleitung.

Die Lehrbücher der Zoologie beschreiben zwei Unterordnungen der Ordnung Dipnoi. Die erste umfasst eine Gattung mit zwei Arten: Ceratodus (AGASSIZ) Forsteri Krefft. und miolepis Günther, die zweite, zwei Gattungen mit je einer Art: Lepidosiren paradoxa (NATTERER) und Protopterus (Rhinocryptis, PETERS) annectens, (OWEN). Obgleich ich es an Bemühungen nicht fehlen liess, ein Exemplar des Lepidosiren paradoxa aufzutreiben, d. h. ein Exemplar, welches von authentischer Quelle als solches bezeichnet wäre, so konnte doch keins aufgefunden werden.

Wir sind nicht zu der Annahme berechtigt, dass andere Exemplare je gesehen sind, als die zwei, welche NATTERER entdeckt hat. Nach einem sorgfältigen Studium des Protopterus und einer Vergleichung des letzteren mit den Beschreibungen des Lepidosiren, die HYRTL, BISCHOFF, PETERS und NATTERER geben, scheint mir der Schluss unvermeidlich, dass die beiden Tiere keine spezifischen Unterscheidungsmerkmale besitzen. Höchstens sind sie Variationen derselben Species. Diese Ansicht wird unterstützt durch folgende Erwägungen:

1. Die Variationen zwischen den einzelnen Exemplaren des Protopterus annectens sind gewichtiger als die Merkmale, nach denen man gewöhnlich Lepidosiren von Protopterus unterscheidet,

und diese Variationen fassen noch dazu dieselben Charakteristica in sich.

2. Die specifischen Characteristica fehlen häufig, wie aus der ersten Erwägung folgt.

3. Das geringe Material, welches den Anatomen zur Verfügung stand, deren Berichte den Beschreibungen der Lehrbücher zu Grunde liegen.

4. Der gegenwärtige gänzliche (?) Mangel an Lepidosiren in den Museen und der verhältnissmässig grosse Reichtum an Protopterus.

Nach der Beschreibung von PETERS (30) nennt CLAUS (8) als ein unterscheidendes Merkmal: das Vorhandensein 3 äusserer kiemenähnlicher Anhänge. In einer Reihe von Exemplaren des Protopterus annectens vom weissen Nil fehlten die kiemenähnlichen Anhänge, die CLAUS a. a. O. erwähnt und WIEDERSHEIM (35) p. 626 abbildet. Nach GÜNTHER (12) p. 553 besitzen die jungen Exemplare des Polypterus, Ceratodus und anderer Ganoiden solche äusserliche Kiemen. Sie sind bei Protopterus als Überrest des Larvensstadiums zu betrachten und würden also nur bei jungen Thieren vorkommen.

Nach dem Rechte der Priorität muss der Name Lepidosiren beibehalten werden, und so werde ich denn unter der Bezeichnung Lepidosiren paradoxa stets beide Arten der Dipneumona zusammenfassen. Der Beschreibung werden nur die Exemplare aus Afrika zu Grunde liegen; das Material zu den Monopneumona beschränkte sich auf zwei Exemplare des Ceratodus Forsteri.

Die sichtbaren Lücken in der Behandlung einiger Teile der Anatomie der Organe und die gänzliche Nichtberücksichtigung anderer Teile haben ihren Grund in dem Wunsche, die Wiederholung bereits festgestellter Thatsachen zu vermeiden, soweit es, ohne die Deutlichkeit zu verletzen, geschehen konnte. Was den Mangel an Zusammenhang angeht bei der Behandlung der Lymphoidkörper und Gewebe, so muss berücksichtigt werden, dass die Natur des Gegenstandes vorläufig eine einheitlichere Beschreibung schwierig macht. Ich hoffe, bald eine bessere Darstellung einer Anzahl von Organen, ihrer Verhältnisse unter einander und zum Ernährungssystem geben zu können, die bis jetzt keine systematische Durcharbeitung erfahren haben.

Die Untersuchungen, die die Grundlage dieser Abhandlung bilden, wurden im Laboratorium des Instituts für vergleichende Anatomie an der Universität Freiburg ausgeführt, und ich bin dem Director desselben, Herrn Professor Wiedersheim, sehr

zu Dank verpflichtet für sein freundliches Entgegenkommen, dessen ich bei meiner Arbeit bedurfte, sowie für die Güte, die er mir bei diesen und anderen Studien bewiesen hat. Ausserdem habe ich Dank zu sagen dem Herrn Oberstudienrat Dr. von Krauss in Stuttgart und Herrn Prof. Eduard van Beneden, die mich freundlichst mit Material unterstützt haben. Von ersterem erhielt ich ein wertvolles, gut erhaltenes und vollständiges Exemplar des Ceratodus wie auch ein schönes Exemplar des Lepidosiren aus dem weissen Nil, von letzterem die vollständigen Eingeweide eines jungen weiblichen Ceratodus.

Literatur.

1. Balfour, F. M., A Monograph on the Development of the Elasmobranch Fishes. London 1878.

2. „ „ Comparative Embryology. Vol. II. 1881.

3. „ „ On . . . . . . the Head Kidney in Adult Teleosteans and Ganoids Q. J. M. Sci. Vol. 22. 1882.

4. „ „ The Urogenital Organs of the Vertebrata Journ. of Anat. and Phys. Vol. X. 1876.

5. Billroth, Th., Beitr. zur vergl. Histologie der Milz. Virchows Archiv, Bd. XX u. XXIII, auch Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.

6. Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

7. Bridge, T. W., Pori abdominales of the Vertebrata. Journ. Anat. and Phys. Vol. XIV. 1879.

8. Claus, C., Grundzüge d. Zoologie II. 4. Auflage. 1882.

9. Ecker u. Wiedersheim, Anatomie d. Frosches. Braunschweig 1864—82.

10. Edinger, L., Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

11. Gegenbaur, C., Vergl. Anatomie. Leipzig 1879.

12. Günther, A., Ceratodus. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. 161. 1871.

13. Hoffmann, C. K., Amphibia. Bronn's Klassen u. Ordnungen. 1873—78.

14. Huxley, Th. H., Ceratodus Forsteri. Trans. Linn. Soc. Lond. Vol. XVIII.

15. Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Abhandlungen der böhm. Gesell. d. Wiss. 1845.

16. „ „ Beiträge zur Anat. von Heterotis Ehrenbergii. Denkschr. d. k. Acad. d. Wiss. z. Wien. Bd. VIII.

17. „ „ Ueber d. Zusammenhang d. Geschlechts- u. Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. d. Wien. Akad. VIII. 1854.

18. Dr. von Klein, Beiträge zur Anatomie d. Lepidosiren annectens. Jahresber. d. Vereines f. Naturkunde in Württ. Vol. XX. 1864.

19. Langerhans, P., Untersuch. über Petromyzon Planeri. Bericht d. Naturforsch. Gesell. Freiburg. VI. 1876.

20. Leydig, Fr., Anatomisch-Histologische Untersuch. üb. Fische u. Reptilien. Berlin 1853.

21. „ „ Zur Anatom. u. Histol. d. Chimaera monstrosa. Müll. Arch. f. Anat. 1851.

22. „ „ Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.

23. Loos, P. A., Ueb. d. Eiweissdrüsen im Eileiter der Amphibien u Vögel. Leipzig 1881.

24. Mischer-Rusch, F., Statist. u. Biolog. Beitr. zur Kenntniss v. d. Lehre d. Rheinlachses. Schweiz. internat. Fischerei-Ausstell. 1880.

25. „ „ „ Ueber das Leben des Rheinlachses im Süsswasser. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881.

26. Metschnikoff, E., Ueber die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anzg. III. 1880.

27. Müller, W., Ueb. den feineren Bau d. Milz. Leipzig 1865.

28. Natterer, J., Lepidosiren paradoxa. Annalen des Wiener Museums. II. 1837.

29. Owen, R., Description of Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc. Vol. XVII.

30. Peters, Lepidosiren. Müll. Arch. f. Anat. 1845.

31. Schneider, A., Beitr. zur vergl. Anat. u. Entwick. d. Wirbelthiere. Berlin 1879.

32. Semper, C., Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen u. s. w. Arbeit. aus d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1875.

33. Spengel, J. W., Das Urogenitalsystem d. Amphibien. Ebenda. III. 1876.

34. Stannius, H., Zootomie d. Fische u. Amphibien. 1854—56.

35. WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. Jena 1883,

36. „ „ Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1884.

37. „ „ Ueber die mechanische Aufnahme d. Nahrungsmittel in d. Darmschleimhaut. Festschrift der Naturforsch. Gesell. z. Freiburg. 1883.

I. Allgemeine Verhältnisse der Eingeweide.

Die allgemeinen Verhältnisse der Abdominalviscera sind annähernd identisch, so dass eine Beschreibung der Lage bei Lepidosiren mit wenigen Veränderungen auch auf Ceratodus passen wird. Die Leibeshöhle beginnt dicht hinter dem Schultergürtel zu beiden Seiten des Herzbeutels und erstreckt sich rückwärts in die Schwanzgegend zu beiden Seiten der Cloaca. Da die Vorderhälfte grösser ist, so zeigt sie eine asymmetrische mandelartige Gestalt. Von dem Beginn des Mitteldarms an nach hinten verjüngt sich die Leibeshöhle allmählich und endet schliesslich in zwei Peritonealtrichtern, den sog. pori abdominales, welche hinter dem anus (Ceratodus) nach aussen münden.

Der Darm erscheint als eine einfache spindelförmige Röhre, die sich parallel der Chorda erstreckt, sowohl in der Sagittal- als in der Horizontalebene (Fig. 1, 2, 44, 45). Nach HYRTL (15) ist der Darm von Lepidosiren bei geringer Biegung zweimal S-förmig gekrümmt in der Horizontalebene. Aber von dieser Krümmung fand ich keine Spur bei den afrikanischen Exemplaren des Lepidosiren oder bei Ceratodus, sodass dieselbe wahrscheinlich als individuelle Variation zu betrachten ist. Bei Lepidosiren erkennt man von Aussen leicht zwei Abteilungen des Darms, während bei Ceratodus der Vorderdarm ohne äusseres Merkmal in den Mitteldarm übergeht. Die beiden Abteilungen bei Lepidosiren unterscheiden sich dadurch, dass in der vorderen das Pigment der Darmwand fehlt, welches in der hinteren vorhanden ist; der Vorderteil umfasst ein Drittel der Gesammtlänge des Darmes. Die Farbe des letzteren variirt zwischen bläulich und tiefschwarz, sie hängt ab von dem Zustande des Pigmentnetzes des schwarzen Lymphoidkörpers und von den Pigmentzellen der Lymphoidschicht der Mitteldarmwand (Fig. 3 u. 4). Der vordere weisse Theil ist

an seiner rechten Seite gänzlich bedeckt durch die ockerfarbige Leber, die sich in sagittaler Richtung von der dorsalen bis zur median-ventralen Linie und vom Pericardium nach hinten über zwei Drittel Länge des Darmes erstreckt. Die linke Seite des Darmes steht fast der ganzen Länge nach mit der Abdominalwand in Berührung. Nach hinten von der Leber liegt die Dorsalwand des Darmes in einer Grube, auf deren Grund die Nieren und Eierstöcke sich befinden, und zwar so, dass das dorsale Drittel seines Umfanges gleichsam wie durch ein Dach bedeckt wird. Die Berührung zwischen der Geschlechtsdrüse der rechten Seite und der Leber ist sehr eng (Fig. 69). Das vordere Drittel des Eierstockes (oder der Hoden, je nachdem), ist enge befestigt an der Leber durch die Peritonealumhüllung der beiden Organe um die Intercostalarterien herum, welche auf ihrem Wege zur Vena cava durch die Geschlechtsdrüse in die Leber gelangen. Bei den meisten Exemplaren findet sich eine geringe Einschnürung zwischen dem weissen und dem schwarzen Gebiete des Darmes, welche die Contraction des Sphincter pylori verursacht. Wir werden hiervon bei Gelegenheit noch weiteres zu sagen haben. Sowohl bei Lepidosiren als bei Ceratodus hat der Darm seinen grössten Durchmesser ein wenig hinter der Pylorusklappe und in der Gegend der ersten Windung der Spiralklappe, die auf diese Weise eine kropfartige Erweiterung des Ventraltheils des Darmes bildet. Die Leber liegt rechts und ventral vom Ernährungskanal. Bei Lepidosiren befindet sich die Gallenblase gänzlich rechts vom Darme und mündet in denselben vor der Mitte der Leber. Bei Ceratodus liegt die Gallenblase gerade ventral vom Darme und ist an die zwerchfellähnliche Membran beim Beginne der Abdominalhöhle befestigt. Der Ductus choledochus geht von der Bauchmittellinie nach rechts. Er mündet nicht weit von der Mitte der Seitenwand der ersten Spiralklappenwindung in der Nähe des Pylorus. Dagegen liegt seine Mündung bei Lepidosiren gerade am Pylorus. Sie ist trichterförmig, ähnlich wie die des Vorderdarmes.

Der Urogenitalapparat (Fig. 1, 5—12, 24, 57, 59, 65) ist in der vorderen Hälfte des Körpers von verhältnissmässig kleinem Umfang. Er nimmt zu an Ausdehnung, je mehr er sich nach hinten erstreckt, in demselben Maasse, als der Darm abnimmt; so dass in der Cloakengegend der Darm vollständig von den Eierstöcken und den Nieren umgeben ist. Den Raum zwischen den Eingeweiden und der Abdominalwand füllt ein zartes Zellgewebe aus. Die Zellen dieses Gewebes stehen unter einander in Verbindung und

nehmen ihren Ursprung als Falten der Peritonealmembran. So weit bis jetzt festgestellt ist, haben sie keine Function. Der Oesophagus steht in enger Berührung zur Dorsalwand des Herzbeutels und wird in dieser Gegend dicht umgeben von der Muskulatur des Schultergürtels. Das Peritoneum zeigt häufige individuelle Variationen in seinen Verhältnissen zu den Eingeweiden. Das gilt namentlich für das dorsale und ventrale Mesenterium (Fig. 1, 2). Das dorsale Mesenterium des Darmes bei Lepidosiren kann vom Herzbeutel bis zur Blase sich ununterbrochen erstrecken, aber es hat, was häufiger ist, eine Oeffnung in der Pylorus- und nicht selten eine in der Blasengegend. Dieses gilt auch für die Ventralfalte. Diese Oeffnungen bieten die einzigen Communicationswege zwischen den beiden Hälften der Körperhöhle. Nach Leydig (21) fehlt das Mesenterium gänzlich bei Chimaera. Ein theilweises Fehlen bemerkt man auch oft bei Ceratodus und Lepidosiren. Gewöhnlich finden sich zwei lange Doppelfalten des Peritoneums, wahre ligamenta suspensoria der Geschlechtsdrüse (Fig. 5—12, 57).

Ueber die specielleren Verhältnisse der Peritonealmembranen s. Hyrtl (15).

Die Nieren sind zum grössten Theil nur von einer Seite vom Peritoneum bedeckt. Die Lungen, die dicht hinter den Nieren liegen und letztere berühren, erhalten eine Decke an der Ventralseite ihrer Vorderhälften, sie liegen aber in ihrer hintern Hälfte gänzlich frei vom Peritonealsack. Die Peritonealkanäle, von denen oben die Rede war, erkennt man zuerst in der Gegend des Rectums. Nach kurzem Laufe münden sie in der Kloake oder auf der freien Oberfläche des Körpers — bei Lepidosiren vor dem After, bei Ceratodus hinter dem After und den Urogenitalöffnungen. Die Abdominalporen des Ceratodus gleichen in ihrer Anordnung denjenigen der Selachii, worauf Bridge (7) aufmerksam gemacht hat. Es ist nicht bekannt, dass sie von dieser Anordnung abweichen. Bei Lepidosiren jedoch ist die Anordnung und die Zahl der Poren je nach dem Individuum verschieden. Im Gegensatz zu Bridge habe ich gefunden, dass gewöhnlich nur ein Porus entwickelt ist, welcher sich dann rechts oder links nach aussen öffnet, jenachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt. Die Poren können innerhalb oder ausserhalb des Kloakensphincters liegen (Fig. 26). Befindet sich die Ausmündung innerhalb der Kloake, so zeigen sich gewöhnlich zwei Poren, welche in die dorsale Kloakenwand münden, hinter dem Ende des Hinterdarmes, nahe den Oeffnungen

der Geschlechtsausführungsgänge. Bei dieser Lage sind sie homolog denen des Ceratodus, (s. Wiedersheim p. 572 Fig. 421, wo die Vereinigung beider Kloakenöffnungen in einer abgebildet ist.)

Die Urogenitalorgane liegen ausserhalb der Peritonealhöhle, aber sie stehen mehr oder weniger mit ihr in Verbindung, je nach dem sexuellen Zustand des Individuums. Sie hängen in die Körperhöhle herab als zwei lange Falten, die parallel mit der Sagittalebene liegen (Fig. 1, 59, 24, 69). Die Geschlechtsdrüsen und Ausführungsgänge sind am äussern Rande der Nieren befestigt und zur Zeit geschlechtlicher Ruhe bedecken sie ein Fünftel des Darmumfanges, an dem sie enge anliegen; während der geschlechtlichen Thätigkeit der Drüsen nehmen sie so an Grösse zu, dass der Darm ganz von ihnen umgeben wird. Da die Urogenitalfalten in die Abdominalhöhle hineinragen, so erhalten sie eine Peritonealbekleidung. Auf der Ventralseite der Nieren des Lepidosiren sieht man auf dieser Peritonealdecke unter geringer Vergrösserung ovale oder runde Vertiefungen oder Löcher, die augenscheinlich bis in die Organsubstanz reichen (Fig. 53). Diese Oeffnungen (Nephrostomata?) ähneln denen, die man bei den Nieren mancher Amphibien findet. Es ist mir nicht gelungen, an Schnitten zu zeigen, dass diese Oeffnungen in die Nierengänge („segmental tubules") führen, obgleich das höchstwahrscheinlich der Fall ist. Bei Ceratodus wird die Niere von einer dicken Lage Bindegewebe und Lymphoidsubstanz umgeben, die an Fettzellen reich ist. Die Oberfläche der äussern Peritonealhülle, wie auch diejenige der eigentlichen Niere zeigt keine Spur von den Gebilden, welche man bei Lepidosiren findet. Die Blutgefässe gehen von einer Niere zur anderen ohne Peritonealscheide, aber sie sind gewöhnlich umgeben von einer dichten Lage von Lymphoidsubstanz (Fig. 12, 37). Diese Substanz hängt continuirlich zusammen mit der Lage, die man an dem Rande der Niere findet und welche identisch ist mit der der Kapseln, die hinter und dorsal der Kloake liegen (Fig. 69).

II. Tractus intestinalis.

Die Hautfalten, die als Lippen functioniren, sind bei Lepidosiren am besten ausgebildet. Bei Ceratodus sind sie dicker, aber weder so lang noch so faltig wie bei Lepidosiren. Sie bestehen aus einer polsterartigen Grundlage von Bindegewebe, das durch

knorpelige Balken gestützt wird. Die Falten sind mit Muskelfasern versehen, die ihnen eine bedeutende Beweglichkeit verleihen. Wenn bei Lepidosiren die Kiefer geschlossen sind, so bedeckt die obere Lippe die untere, wie der Deckel eine Schachtel. Die Lippen verdünnen sich von der Mittellinie nach den Seiten hin und gehen beim Mundwinkel unmerklich in die Haut zu beiden Seiten des Kopfes über. Bei Ceratodus ist das mittlere Drittel jeder Lippe mit einer Hornplatte (Fig. 77) versehen, die sich allmählig verdünnt und unmerklich nach aussen zu in die Epidermis und nach innen in die Mucosa der Mundhöhle übergeht.

An den herabhängenden Falten am Mundwinkel, die Günther (12) [1]) erwähnt, befindet sich keine vollständige Horndecke, sondern die Oberfläche ist dicht überkleidet mit kleinen hornigen Auswüchsen. Dieses Feld geht, wie die Hornplatte, nach innen allmählig über in die Mucosa und nach aussen in die schuppige Oberfläche. Diese hornigen Auswüchse sind Dermalpapillen, deren äusserste Zellenlagen sich in Hornsubstanz umgewandelt haben. Das unterscheidende Merkmal zwischen diesen Bildungen und der Hornplatte ist nur das, dass die interpapillären Räume der letzteren durch seitliches Wachsthum der Papillen mit Hornzellen gefüllt sind. Man ist veranlasst diese Papillen zu betrachten als homolog den Hornzähnchen des Petromyzon (s. F. E. Schulze, Archiv f. mikr. Anat. V, 310 und Langerhans (19)). Solche Horndecken kennt man bei eigentlichen Fischen, mit der Ausnahme von Polypterus, nicht, doch kommen sie nicht selten unter den Amphibien vor (zu vergleichen sind die Hornplatten im Munde und auf den Lippen gewisser Kaulquappen und bei Siren lacertina). Die Lippen sind reichlich mit Blutgefässen und Nerven versehen.

Der Mund.

Die Mundhöhle ist mit einer zarten weissen, zuweilen braunen, gleichmässig papillösen Membran versehen, die am dünnsten ist an der Palatinspange und am dichtesten an den Lippen- und der Zungenfalte. Die Papillen sind fast ausschliesslich von fadenförmigem Typus (Fig. 46). Die Pilzform begegnet uns selten. Bei den lippenartigen Falten vor den Zähnen sind die Papillen sehr gross, häufig zwischen 1—2 mm. lang (Fig. 42, 85). Die oben er-

---

[1]) Günther scheint übrigens diese Hornplatten nicht gesehen zu haben, wie er auch das Vorkommen der Hornpapillen nicht erwähnt.

wähnten Bildungen bestehen aus dicken Falten der Mucosa zwischen den Lippen und den Zähnen; ihr dickster Theil liegt im Winkel zwischen zwei benachbarten Lappen der Zähne und sie verdecken häufig die letzteren gänzlich (vergl. HYRTL (15) Taf. II Fig. 3). Die Grösse der Falte ist verschieden nach dem Alter der Thiere. Sie ist ausgedehnter bei den ausgewachsenen, als bei den jungen Exemplaren. Die Falten des Unterkiefers sind mit kurzen Verlängerungen des Labialknorpels versehen, welche ihnen zur Stütze dienen (HYRTL).

Vorn vor diesen Falten der Unterlippe findet man eine wechselnde Zahl Papillen, die HYRTL bei Lepidosiren nicht mit Unrecht den „schwammförmigen Warzen der Säugethiere" vergleicht. Es befinden sich 6 Falten im Unterkiefer und 8 im oberen, von denen die mittleren dick und mit grossen Papillen bedeckt, die seitlichen dagegen membranöser sind und kleinere, kürzere Papillen besitzen, von denen sich die meisten auf den oberen Kanten der Falten befinden. Alle jene Gebilde sind von den labialen Zweigen des V. innervirt.

Eigenthümliche Sinnesorgane, sogenannte Geschmacksknospen, findet man am Gaumen. Sie sind ihrem Charakter nach ähnlich jenen Sinneskörperchen, die man bei Fischen an der äusseren Fläche des Körpers antrifft, und sie scheinen identisch zu sein mit den Geschmacksbechern der höheren Wirbelthiere. Sie kommen auch in der Mucosa des Pharynx vor. Jedes Organ (Fig. 47) sitzt auf einer grossen abgeplatteten oder becherförmigen Schleimhautpapille, die mit einer Capillarschlinge und Nervenfäden versehen ist. LEYDIG (20) beschreibt die Innervation der Papillen bei Acipenser, und ohne Zweifel wird seine Beschreibung in den wesentlichen Einzelheiten auch auf die Dipnoër passen, aber wegen des histologischen Zustandes des Materials konnten die einzelnen Nervenzweige nicht unterschieden werden, während die Capillaren stets deutlich sichtbar waren. Das Epithelium, welches die Organe umgiebt, ist oft 30 bis 40 Zellen tief und bedeckt zuweilen die Sinnesknospe gänzlich. LEYDIG fand identische Organe beim Stör und einigen anderen Knochenfischen (Cyprinus, Gobius), aber es gelang ihm nicht, Spuren bei den Plagiostomen (vergl. WIEDERSHEIM (35) p. 357) oder bei Chimaera zu entdecken. SCHULZE giebt eine Beschreibung und Abbildung der becherförmigen Organe aus der Gaumenschleimhaut von Tinca. Unter dem Epithelium des Pharynx und der Gaumenfalten finden sich sphärische oder becherartige Körper, die aus polygonalen Zellen bestehen, deren Charakter etwa den

Leberzellen gleicht (Fig. 47). Diese Zellen besitzen grosse Kerne und sind von starken Wänden umgeben. Die erwähnten Körper zeigen eine bräunliche Farbe und lockere Struktur. Ein bindegewebiges Netzwerk ist nicht zu sehen; sie werden vielmehr zusammengehalten durch eine intercelluläre Zwischensubstanz. Unter diesen Bildungen befindet sich eine zweite Lage von Organen, eingeschlossen in Bindegewebsräume, die am unteren Ende mehr oder weniger regelmässig mit einander in Verbindung stehen, und die auch mit der ersten Lage durch Oeffnungen ihrer Wände communiciren. Keine Ausführungsgänge oder andere Ausmündungen für möglicherweise vorhandenes Sekret konnten entdeckt werden, auch konnte nichts Endgültiges festgestellt werden über die Natur dieser wahrscheinlich drüsenartigen Bildungen. Ich möchte annehmen, dass sie vielleicht in Verbindung stehen mit dem Schleimapparate und mit der Schleimhöhle der Oberlippe die bei Ceratodus beschrieben ist. Leider war ich nicht im Stande, die Labialhöhle zu untersuchen, die GÜNTHER bei Ceratodus entdeckt hat. Er sagt a. a. O. p. 515: „At the angles of the mouth and hidden below a duplicature of the skin, there is an opening wide enough to admit an ordinary quill (Pl. XXX Fig. 2*a*) it leads into a spacious cavity *(b)*, irregular in shape clothed with a mucous membrane, and containing coagulated mucus in which an immense number of mucous corpuscles are deposited. This cavity is separated from the cavity of the mouth by the membrana mucosa only, and there is no direct communication between them; a branch cavity runs forward into the interior of the upper lip.“

Diese Cavität hat nichts zu schaffen mit der „Infraorbitalcavity“, die der Verfasser schildert. Diese letztere scheint einfach ein geschlossener Raum zu sein in der Substanz des Infraorbitalknorpels. Es ist schwierig, diesen Cavitäten in der Lippensubstanz eine bestimmte, physiologische Function zuzuweisen. Sie können als schleimabsondernde Drüsen beim Schlucken dienen, oder, was wahrscheinlicher ist, sie können zu dem System der Schleimkanäle des Kopfes und der Seitenlinien gehören. Es muss hervorgehoben werden, dass sie an der Epidermalfläche des Mundwinkels münden und nicht auf der eigentlichen Mucosa, sie fallen somit nicht in die Kategorie der Verdauungsdrüsen.

Zähne. Den Bau der Zähne haben GÜNTHER (12) und PETERS (30) erschöpfend beschrieben und auf ihre Untersuchungen muss, was die Einzelheiten betrifft, verwiesen werden.

Zunge.

Zwischen dem Rande des Unterkiefers und bis hinauf zur Oberfläche der Zähne befinden sich zwei Falten der Schleimhaut und zwar eine geringere, halbmondförmige, vordere Falte, die dicht mit bräunlichen Papillen besetzt ist und eine grössere ovale, hintere Falte, welche eine glatte weisse Schleimhaut bedeckt. Owen (29) sagt von diesen Falten: „Behind the lower jaw there is a smooth transverse duplicature of the mouth, covering the anterior extremities of the cerato-hyoids; this process is succeeded by a second, trilobate, narrow, transverse fold minutely papillose and glandular" (bei Owen nicht gesperrt gedruckt).

Die Drüsenkörper, die Owen gesehen hat, sind wahrscheinlich die grossen keulenförmigen Papillen und diese haben in der Nähe ihres Centrums einen Körper, der den Geschmacksknospen sehr ähnlich ist (s. Fig. 47). Die Zunge stellt sich bei Ceratodus dar als eine dicke Falte zwischen den Zähnen des Unterkiefers und sie wird festgehalten zwischen den Spangen des Hyoid-Bogens. Sie besteht aus einer dicken Lage der Mucosa, die von einer Grundlage aus Faserknorpel getragen wird.

Die Palatingegend des Lepidosiren bedeckt eine glatte Haut, welche mit zahlreichen einfachen Papillen besetzt ist, die Owen mit den Palatin-Zähnen des Siren vergleicht. Sie sind aber doch durchaus verschieden von diesen, denn während bei Siren die Zähne vollständig verknöchert sind, so findet sich bei Lepidosiren keine Spur auch nur einer Verhornung. Ueber ihre genetische Beziehungen hat man keine genügende Kenntniss. Die Mucosa steht in Verbindung mit der Basis des Schädels durch eine Faserknorpelschicht. Hinter den Kiemenspalten zieht sich die Mundhöhle plötzlich zusammen und endigt bei dem Pharyngealsphincter, welcher die Schleimhaut veranlasst, eine Reihe von Längsfalten zu bilden. Nach Owen hat der Lepidosiren noch dazu „a semicircular valvular fold which closes it from below" eine Angabe von deren Richtigkeit ich mich nicht überzeugen konnte.

Die beiden Nasenhöhlen sind eingebettet in das Bindegewebe unter der Mucosa und den Lippenknorpeln des Oberkiefers. Jede hat zwei Mündungen in dem Munde, die eine unmittelbar in dem Lippenrande, die andere ungefähr gegenüber dem Mittelpunkte der grossen Zähne. Bei Lepidosiren ist die erste Oeffnung mit einer Sinnes(?)papille versehen. Die hintere Mündung ist gewöhn-

lich durch die Gaumenbasis verdeckt und die Nasenschleimhaut in 10 bis ungefähr 23 Transversal-Falten geworfen, die durch zwei Längsfalten an gegenüberliegenden Seiten der Höhle verbunden sind. Ihre Structur erinnert sehr an die der Nasenkapseln des Polypterus, obgleich bei letzterem nur eine Oeffnung (die vordere) vorhanden und die Schleimhaut viel complicirter ist, indem sie zellenartige Taschen um eine Centralaxe herum bildet, die die Blutgefässe und Nerven in die Lamellen führen, welche sich in jede Tasche erstrecken. Ein Wimperepithelium, wie man es in den Nasenkapseln des Polypterus gefunden hat, konnte weder bei Ceratodus noch bei Lepidosiren erkannt werden.

Der Oesophagus der Dipnoi gleicht mehr dem der Fische, als dem der Amphibien, aber er besitzt nicht die Längsfalten, die nach Edinger (10) ein sicheres Merkmal der übrigen Fische sind. Die Falten sind nur vorhanden bei contrahirtem Zustande der Wand, sie verschwinden bei grösserer Ausdehnung. Bei Lepidosiren beginnen die Falten, wie oben festgestellt wurde, am Pharyngealsphincter und erstrecken sich ununterbrochen bis zum Pylorus. Sie sind unregelmässig vertheilt, und die Oberfläche einer jeden zeigt zwei oder mehrere sekundäre Falten. Bei Ceratodus sind sie zwar auch vorhanden, aber sie treten nicht so deutlich hervor.

Bei ihrem Ursprung sind sie am grössten; je mehr sie sich der Magenerweiterung nähern, desto mehr nehmen sie ab, und dort verlieren sie sich in der Darmwand. Günther gibt an, dass bei den Exemplaren, die ihm vorlagen, der Darm stets mit Futter gänzlich gefüllt war, was ihre Abwesenheit erklärt.

Sowohl bei Ceratodus als bei Lepidosiren sind die Wände des Vorderdarms auffallend dünn. Solche Gebilde, wie sie Leydig, Ecker und andere unter dem Namen Thymus und Thyroidea kennen, konnten bei keinem von beiden constatirt werden. Bei der Maceration traten zwei deutliche Lagen von Muskelzellen hervor. Sie repräsentiren die Längs- und die Ringmuskulatur der höheren Wirbelthiere und sind sehr ähnlich den Muskelelementen der Cyclostomen. Vergl. Schneider (3), Langerhans (19). Wenn die Angaben Schneiders a. a. O. richtig sind, so gleicht die Musculatur des Intestinaltractus der Dipnoi derjenigen von Myxine, während dieselbe bei Petromyzon viel einfacher ist.

Der Magen ist aussen an keinem Ende scharf abgesetzt, immer jedoch ist das hintere Ende mit einer gut entwickelten Pylorusklappe versehen, die augenscheinlich bei Ceratodus wegen

der enormen Erweiterung dieser Darmgegend ohne Function ist. [1]) Bei Lepidosiren ist die Klappe einfach und besitzt einen gut ausgeprägten Schliessmuskel, sie ist trichterförmig und ragt in die erste Kammer der Spiralklappe hinein. Zwischen den Schlund- und Magentheilen des Vorderdarmes gibt es keine Scheidelinie. Bei Ceratodus ist das Magenende verhältnissmässig viel weiter, als bei Lepidosiren. Eine deutliche Muskulatur fehlt, doch sind zahlreiche spindelförmige Muskelzellen durch das ganze Bindegewebe der Submucosa zerstreut. Beim Vorderdarm kommen keine drüsenartige Structuren oder Schleimhautbuchten zwischen dem Sphincter pharyngis und dem Sphincter pylori vor, obgleich es nicht gefehlt hat an Nachforschungen nach den Labdrüsen, von denen Edinger (11) angibt, dass sie, abgesehen von wenigen Ausnahmen, in dem Magen der Fische vorkämen. Becherzellen fehlen in dem oesophagealen Theil. In der Magenerweiterung sind sie spärlich vorhanden. Ich fand keine Spur von dem mehrschichtigen Plattenepithelium, das Edinger für den Vorderdarm der Fische feststellt, und entgegen der Regel, die er für Fische aufstellt, unterscheiden sich die Becherzellen in der Magengegend nicht nach ihrer Grösse. In der Magenerweiterung ruht das Cylinderepithel mit seinen vielfachen Becherzellen auf einem Plattenepithel. Das Epithel des Vorder- und Hinterdarmes war so stark macerirt, dass man nicht erkennen konnte, ob es ein Wimperepithel war oder nicht. Aber das allgemeine Gesetz, das Edinger angibt, „das Epithel des Magens ist ein Cylinderepithel welches nie Flimmerhaare trägt", macht es wahrscheinlich, dass es wenigstens für den Magenabschnitt keine Cilien trägt; weil aber die Dipnoi so viele primitive Charactere beibehalten, könnte man die Auffindung eines Flimmerepithels wenigstens in der Speiseröhre von Lepidosiren erwarten.

Günther sagt von Ceratodus a. a. O. p. 543. „The membranes of the oesophagus show neither folds nor striae: but there is on each side a longitudinal flat pad (i) of an orange color; it is a layer of fat deposited below the mucous membrane. The right pad commences at a short distance behind the glottis, the left somewhat more forward. On the right side of the stomach, below the extremely thin mucous membrane and the pad of fat

[1]) Bei letzterem besteht die Klappe aus einer Doppelfalte der Mucosa, die sich da hervorhebt, wo die Wand der ersten Kammer der Spiralklappe beginnt (s. Fig. 87, vergl. Günther a. a. O.) Keine Spur der Appendices pyloricae ist vorhanden.

mentioned above, there is an extensive rather thin layer of a very soft substance of a brownish black color (m). Water or any other substance coming in contact with it is colored brown. This organ descends below the pylorus, and is continued for some distance along the axis of the spiral valne. I am inclined to regard it as a spleen. It has no communication with the inside of the intestine. (Hyrtl regards a similar organ found in Lepidosiren and Sterlet as a rete mirabile)."

Was nun die „fat pads" angeht und die problematischen Organe von Ceratodus (die GÜNTHER für homolog hält der Milz der höheren Thiere), so möchte ich nur das erwähnen, dass beide Massen nur ein Organ bilden, welches durchaus nicht homolog ist der Milz der höheren Wirbelthiere, oder selbst dem Körper, der bei andern Fischen so genannt zu werden pflegt. Dass das der Fall ist, wird augenscheinlich, wenn wir das Verhältniss des Adenoidkörpers der Dipnoi zur Vena portae betrachten, und die sehr enge Verbindung seines untern Theiles mit der Schleimhaut der Spiralklappe.

Doch wäre es ganz gut möglich, dass die Function des fraglichen Organs mehr oder weniger der der Milz bei höheren Thieren ähnlich ist, aber da noch keine Untersuchungen über die Function der ersteren angestellt sind und da die physiologische Bedeutung der Milz höherer Wirbelthiere noch nicht ausser Frage steht, so ist es vorläufig nur möglich, die Function der „fat pads" aus ihrer Structur, wie sie sich bei der Vergleichung mit den betreffenden Körpern der andern Thiere darstellt, zu erschliessen. Thatsächlich stimmt der Adenoidkörper der Dipnoi in manchen histologischen Characteren mit der Milz anderer Wirbelthiere überein. Was den Lepidosiren betrifft, so finden sich vollständige Homologa für die „fat pads" und die Milz des Ceratodus, in dem, was HYRTL a. a. O. als Milz und Wundernetz beschrieb und was KLEIN (29) für eine Bauchspeicheldrüse hielt. In beiden Fällen sind ihre Verhältnisse dem Ernährungskanal gegenüber identisch. (GÜNTHER hat das Vorderende dieses Organes in seiner Schrift über Ceratodus abgebildet a. a. O. Taf. 39 Fig. 2). Diese Figur stellt das Organ dar, wie es durch die dünne Wand des Vorderdarmes durchscheint. Die braungefärbte Masse beginnt, wie GÜNTHER mit Recht bemerkt, in der Gegend des Herzbeutels an der Hinterwand des Oesophagus uud erstreckt sich bis zum Anfang der Spiralklappe als eine keulenförmige Masse, die sich in die Magencavität verlängert; nicht als ob sie hier ihr Ende fände, sondern sie geht

ohne merkliche Veränderung — abgesehen von der Farbe — in die schwarze Substanz über, welche die Axe der Spiralklappe anfüllt. HYRTL und KLEIN haben beide die Lage der entsprechenden Organe bei Lepidosiren beschrieben, aber BISCHOFF (6) und OWEN sprechen nicht davon. HYRTL (11) sagt (p. 25).

„An der dorsalen Wand des Magens liegt zwischen der Muskel- und Peritonealhaut ein drüsiges, undeutlich gelapptes Organ von 3 Linien Breite, welches die ganze Länge der oberen Magenwand einnimmt. Es lässt sich, ohne Wegnahme der Peritonealhaut, schon durch das Gefühl unterscheiden, und setzt sich über den Pylorus hinaus in das Gedärme fort. Sein Gefässreichthum ist sehr bedeutend, und namentlich sind die Venen ausserordentlich entwickelt. Es erhält arterielles Blut von der Magenarterie und sendet 5 ansehnliche Venenäste zur Pfortader. Ausführungsgänge besitzt es nicht. Ich hielt es anfänglich für die Milz, welche Deutung durch das Verhältniss der Gefässe zulässlich erscheint. Da es sich aber in den Darmkanal fortsetzt und in dessen Spiralklappe aufgenommen wird — was für eine Milz doch sehr sonderbar wäre — so glaube ich es in die Kategorie der Wundernetze stellen zu müssen, umsomehr, als ich ein solches Gebilde erst neulich in der Spiralklappe des Darmkanals beim Sterlet (Acipenser ruthenus) aufgefunden habe.“ „Die Säule, um welche sie sich windet (d. h. die Spiralklappe) enthält eine Verlängerung der früher erwähnten räthselhaften Magendrüse, die ich 4 Zoll weit nach rückwärts verfolgen konnte.“

So die Ansicht von HYRTL. KLEIN (18) vermochte den Zusammenhang des Organs mit der schwarzen Substanz nicht nachzuweisen, er schied vielmehr die beiden Massen und hielt sie für zwei verschiedene Organe; die betreffenden Autoren beschrieben weder den continuirlichen Zusammenhang dieses Organes mit der Darmwand, noch seine Ausdehnung in der Spiralklappe. Bei allen Exemplaren, die ich secirt habe, lag das Vorderende des Organes nicht innerhalb der Wand des Vorderdarmes, wie HYRTL angiebt, sondern nur in Berührung mit ihrer dorsalen Oberfläche, indem sie durch den Peritonealüberzug in ihrer Lage gehalten wurde (Fig. 1, 2, 3, 4, 58, 79, 80, 81, 82).

Beide Theile des Organes, der braune und der schwarze, haben wesentlich dieselbe Structur. Der obere Theil des Organes ist deutlich gelappt (Fig. 4, 38.). Eine Anschauung der Oberfläche des untern Theils kann ich nicht bekommen, da sie mit der Wand des Mitteldarmes vollständig verschmilzt; aber auf dem

Querschnitt findet man die Bindegewebskapseln wieder wie im obern Theil, gleich an Form und Grösse. Das Netz, welches die Kapseln bildet, ist dicker im untern Theile, als im obern, und während das obere farblos ist, ist das untere tief schwarz.

Der Mitteldarm ist ausgezeichnet vor dem Vorder- und Hinterdarm dadurch, dass in seiner ganzen Länge eine gut entwickelte Spiralklappe vorhanden ist. (Fig. 3, 10, 11, 44, 45). Die Pylorusklappe und die Mündung des Ductus choledochus sind zwei Charactere, durch die man den Beginn dieses Darmtheiles bestimmen kann.

Bei Ceratodus (vergl. Fig. 44) nimmt der Mitteldarm nach hinten regelmässig, vom Pylorus bis zum Rectum, an Umfang ab, während bei Lepidosiren (Fig. 45) der Mitteldarm selbst ungefähr spindelförmig ist. Die Wände dieses Darmtheils sind dicker als die der andern Theile des Canals; aber im Vergleich zum Mitteldarm der Selachier und der Amphibien sind die Wände fein und zart. Die Muskeln und Bindegewebsschichten sind schwach entwickelt, und innerhalb des Bindegewebes der Submucosa befindet sich ein dickes Lager von Lymphoidsubstanz. Die Spiralklappe windet sich fünf bis neun Mal, die erste Windung ist die grösste, die andern werden nach hinten immer kleiner. In der ersten Kammer erhebt sich die Schleimhaut zu ungefähr 50 grösseren Falten (Fig. 16), die in Curven rechtwinkelig gegen die Spiralumgänge der Klappe laufen. Die Falten sind häufig unterbrochen und ihre Oberfläche zeigt weiter eine Reihe sehr feiner secundärer Falten, parallel mit den vorigen. In der zweiten bis fünften Kammer der Spiralklappe (Fig. 17) fehlen die Primärfalten, aber die Secundärfalten sind vorhanden und zwar etwas grösser als vorhin, sodass sie sich mit dem unbewaffneten Auge deutlich erkennen lassen. Sie behalten ihren Lauf rechtwinkelig gegen die Spiralumgänge bei, nur dass gegen das Rectum hin der Winkel von 90° auf 30° reducirt wird. Von der fünften Kammer an bis zur neunten sind die Falten stärker entwickelt als in den vorhergehenden, aber sie erreichen niemals die Grösse der Primärfalten. Eine Reihe niedriger, wellenförmiger Falten sitzt auf der langen Falte, mit der das Rectalende der Spiralklappe schliesst, und erstreckt sich durch das Rectum hindurch in die Kloake, in der die einzelnen Falten stets an Ausdehnung abnehmen. Die Secundär-Falten ziehen sich nur bis zum Ende des Hinterdarms. Durch den ganzen Darm hindurch sind die Vorderseiten immer stärker markirt als die Hinterseiten. Gewöhnlich ist der Lauf der Spirale durch eine Pigmentablagerung

auf der Aussenwand des Darmes angedeutet, welche der Linie entspricht, wo sie an der Innenwand befestigt ist. Bei Ceratodus ist die erste Kammer ausserordentlich gross und wenn sie mit Nahrung angefüllt ist, so hängt sie wie ein Kropf am Darm herunter (Fig. 44); augenscheinlich vergrössert sich die Schleimhautoberfläche bedeutend durch diese Spiralfalte. Die innere Oberfläche nimmt ferner zu bei Lepidosiren durch die spiralförmigen Falten, von denen oben die Rede war und auf denen und zwischen denen die Schleimhaut sich zu einem sehr feinen Netzwerk erhebt. Die in dem Netzwerk verlaufenden Blutgefässe liegen ausserhalb der Lymphoidsubstanz, unmittelbar unter dem Epithel und sind von letzterem nur durch eine höchst dünne Faserschicht getrennt. Wie Owen zuerst bemerkt hat, gleicht die Schleimhaut des Mitteldarmes bei Lepidosiren derjenigen des Störs in ihrem Ansehen, obgleich die Zottenbildung nicht so hervortritt. Durch die ganze Länge des Mitteldarmes und namentlich am Stamme der Axe der Spiralklappe findet man bei Lepidosiren rundliche, weisse oder gelblichweisse Flecken (Fig. 15, 16, 17, 18), die linsenförmig über die Schleimhautoberfläche sich erheben. Sie sind unregelmässig darüber zerstreut und finden sich allein oder in Gruppen von drei bis fünf. Günther scheint bei der Mitteldarmwand des Ceratodus etwas Aehnliches gesehen zu haben. Er sagt a. a. O.: „The ventral wall is much thicker than the dorsal; and numerous flat glands (q q′) are imbedded between its membranes. These glands are either simple follicles without opening, or much larger, composed of a homogeneous firm substance, and with a small opening which leads into a short simple or bifurcate duct. The mucosa of the remainder of the gut is smooth; but glands are scattered over all parts disappearing only within the last two or three gyrations. In their most simple forms they are flat circular or ovate bodies of from one te there millims, diameter, many have an evenly convex surface, in others the membrane over the centre is sunk in as if this part of the follicle had been filled with a fliud which has now disappeared; in a third kind the membrane in the centre is actually perforated by a more or less wide opening. Some of these follicles are isolated, in other places two or more are aggregated and are more or less confluent.

Beside these glands other much larger and thicker ones are placed along or near to the axis of the spiral valve, the largest being within the third and fourth gyrations, where some are more than an inch long. half an inch broad and about two lines

thick. Each of these large glands has several depressed points or openings on its surface, leading into two or three short ducts. These glands are much thicker than the spiral valve in which they are imbedded; consequently some of them project over both the anterior and posterior surfaces of the valve, so that one and the same gland discharges its contents towards two surfaces, or in other words into two adjoining compartments of the intestinal spire."

Ich habe diese sogenannten Drüsen einer gründlichen Untersuchung unterzogen und gefunden, dass in allen Fällen die Verdickung in der Darmwand nicht ihren Grund hat im Vorhandensein eines Adenoidgewebes zwischen ihren Schichten, sondern das sie herrührt von einem parasitischen Wurme, einem Nematoden, höchstwahrscheinlich von der Gattung Oxyurus.

Die drei Arten von Drüsen, welche Günther beschreibt, haben ihren Grund in drei Entwicklungsstadien der Parasiten. Das „simple follicle without opening" enthält das encystiirte Stadium. Diese Körperchen sind von Natur kleiner als die „large gland" die mit „two or three short ducts" versehen sind, da die letztern ja den reifen Parasiten enthalten. Die „Ducts" sind die Oeffnungen, welche aus der Kapsel des Parasiten in die Darmhöhle führen, durch welche er seinen Körper hinausstrecken kann. Die „large gland" enthalten gewöhnlich zwei bis fünf Parasiten, und jeder Wurm bildet ein Loch in dem betreffenden Gewebe (Fig. 29), welches durch eine oder sehr oft durch zwei Oeffnungen mit der Darmhöhle in Verbindung steht. Die Löcher zweier benachbarter Parasiten haben untereinander keine Communication.

Wo zahlreiche Parasiten vorhanden sind, erleidet die Darmwand eine vollständige histologische Veränderung; die Schleimhaut, die Muskelschicht und das Bindegewebe verlieren ihren Character und bilden eine eigenthümliche faserige Masse. Die „merkwürdigen Gruben", die Hyrtl bei der Befestigungslinie der Spiralklappe fand, beschreibt er als „schroff begrenzte eiförmige, oder runde, zwei bis vier Linien im Durchmesser haltende, ein bis vier Linien tiefe Gruben" (Taf. 3, 4*fff.*) Der scharfe Schleimhautrand, der jede einzelne umgiebt, sticht durch eine gelbliche Färbung gegen die durchaus schwarz pigmentirte Schleimhaut grell ab. Ich kann die Form dieser Gruben nicht passender als mit jener der atonischen Schleimhautgeschwüre vergleichen." — Diese merkwürdigen Gruben entstehen einfach durch die Maceration und das davon herrührende Ausfallen des Inhalts der Lymphoidkapseln,

wie späterhin beschrieben werden wird. Bei Lepidosiren dürfen die Oeffnungen an der Axe der Spiralklappe (d. h. die kleinen Grübchen, die man an der Oberfläche, wo die Schleimhaut von ihren Epithelien entblösst ist, sieht), von denen Wiedersheim a. a. O. pag. 560 sagt: „Das Drüsenorgan mündet hier auf der freien Wand der Spiralklappe mit zahlreichen weiten Oeffnungen aus" — nicht als Mündungen ductus-artiger Canäle aus dem Drüsengewebe innerhalb der Axe betrachtet werden. Sie sind vielmehr einfache Grübchen, die dadurch entstehen, dass das ausserordentlich lockere Gewebe aus den nackten, linsenförmigen Körpern, die oben erwähnt wurden, ausgefallen ist. Ob solche Oeffnungen bei lebenden oder vollkommenen conservirten Exemplaren vorkommen, muss angezweifelt werden. Die Thatsache, dass die ganze Axe der Spiralklappe durch eine Injection von Flüssigkeit durch eine solche Oeffnung gefüllt wird, kann leicht erklärt werden, wenn man die ausserordentlich diffuse Struktur des Gewebes des Lymphoidorganes in Betracht zieht (Fig. 71). Die spezielle Entwickelung des Lymphoidgewebes durch die ganze Spiralklappe sieht man am besten bei Lepidosiren, wo sie häufig linsenförmige Kapseln bildet.

Diese Kapseln zeigen einen so interessanten und wichtigen Character in Bezug auf den Mechanismus der Verdauung, dass es wohl am Platze ist, eine genauere Beschreibung davon zu geben, wie sie bei einer Reihe von Schnitten durch eine derselben festgestellt ist. Man kann bei Lepidosiren die Darmwand in sieben Schichten trennen, obgleich es eigentlich nur vier Schichten giebt, die histologisch verschieden sind. Die äusserste ist die Peritonealschicht, und mit ihr steht in enger Berührung ein Stratum von Bindegewebe und Muskelzellen. Die zweite Schicht besteht aus diffusem Lymphoidgewebe; man kann sie in fünf Theile zerlegen: erstens in eine Lage von Lymphoidkapseln, zweitens in eine starke Bindegewebswand, welche die erste Schicht von der dritten scheidet, die aus Lymphoidzellen besteht, welche in unregelmässigen und sehr zarten Maschen eingeschlossen sind, viertens noch eine Scheidewand von Bindegewebe, die zwischen der zweiten und dritten Lage sich befindet, und endlich die fünfte innere Schicht, das eigentliche Schleimhautepithel.

Im Innern der lymphoiden Kapseln fehlen trabeculäre Bindegewebszüge gänzlich und die Kapseln, welche nach innen zu direct an das Epithel grenzen, bedingen hier eine Verdickung der Darmwand (Fig. 17, 18, 81). Wie sich das die Kapseloberfläche überziehende Epithel verhält und ob es überhaupt hier regel-

mässig vorhanden ist, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. (Vergl. unten Fig. 71). Die bindegewebigen Scheidewände sind nicht vollständig, sondern sind unregelmässig durchlöchert, und durch diese Löcher stehen die äussern und innern Lymphoidschichten des Darmes im Zusammenhange. Das Lymphoidgewebe ist sehr gefässreich, aber ausser den Blutgefässen durchziehen zahlreiche Kanäle diese Substanz — unregelmässige, lacunäre Räume — die ohne Zweifel Lymphkanäle sind. Verglichen mit den Blutgefässen, sind sie gross, sehr dünnwandig und nur selten kann man die Endothelzellen ihrer Wände entdecken. Die fünf Lagen zwischen der Peritoneum- und Muskelschicht, sowie der inneren Epithelial-Schicht sind morphologisch gleichwerthig der Mucosa plus Submucosa. Die Lymphoidzellen sind so bunt zerstreut in der Darmwand und stellenweise so wenig zahlreich, dass solche Stellen bei Schnitten hauptsächlich aus einem lockern Bindegewebe zu bestehen scheinen. Die Beziehung der Lymphoidsubstanz zu den äusseren Schichten der Mitteldarmwand sind bei Ceratodus bisher noch nicht genau untersucht, aber in Folge der grösseren Concentration dieser Substanz in der Spiralklappenaxe kommt sie nicht so reichlich in der Darmwand des Ceratodus vor, wie bei Lepidosiren.

Man hat Grund zu glauben, dass das Epithel über solchen kreisförmigen Flecken gar nicht vorhanden ist und dass eine gänzlich unbehinderte Communication zwischen Lymphoidzellen und der Darmhöhle besteht; nur bei frischem Material könnten übrigens entscheidende Beobachtungen hierüber gemacht werden. Bei anderen Fischgruppen hat Edinger (10) etwas Aehnliches bemerkt, und ich habe Gleiches bei Scyllium, Mustelus und Torpedo gesehen. Er vergleicht dieselben mit den Peyer'schen Plaques der Säugethiere, und in der That ist eine grosse Aehnlichkeit und im Allgemeinen eine Uebereinstimmung in der Structur vorhanden.

Was nun die Bedeutung der im Dipnoërdarm massenhaft angehäuften lymphoiden Zellen betrifft, so glaube ich, im Hinblick auf die oben geschilderten, ausserordentlich günstigen Durchtrittsmöglichkeiten in das Darmlumen, dass sie bei der Assimilation der Nahrung in mechanischem Sinne eine grosse Rolle zu spielen berufen sind. Es ist dies um so wahrscheinlicher, als, wie ich später zeigen werde, bei den Dipnoërn der Chemismus bei der Verdauung (abgesehen von der Leber) noch sehr in den Hintergrund tritt, so dass also hier, wie vermuthlich auch bei den Cyclostomen, mechanische Kräfte noch wesentlich in Wirkung treten müssen. Diese Thatsache giebt uns einen neuen Beweis für das

hohe Alter und die primitive Organisationsstufe der genannten Thiergruppe.

Die Zellen, welche man in der Darmwand ausserhalb der Gefässe findet, zerfallen in drei Arten. Die erste gleicht, obwohl sie oft grösser ist, an Ausdehnung den Blutkörperchen, sie ist jedoch immer kreisförmig oder von unregelmässigem Contour, (augenscheinlich amöboid); diese Art ist mit einem sphärischen Kern versehen, welcher ein fein granulirtes Protoplasma und einen oder zwei Nucleoli enthält. Eine zweite Art ist von der Grösse, Gestalt und Structur der Kerne der ersten Art. Eine Protoplasmasubstanz kann ausserhalb der umhüllenden Membran nicht entdeckt werden, ebensowenig die Entwickelung eines Kernes. Eine dritte Art ist noch geringer an Ausdehnung, zeigt mit der zweiten manche Berührungspunkte und ist offenbar aus ihrer Theilung entstanden. Die letzten beiden Arten sind die characteristischen Lymphoidzellen, die man in dieser Gewebe-Kategorie in den verschiedensten Formen findet.

Leber.

Die Form und Beziehungen der Leber zu den übrigen Organen (Fig. 1, 8, 56, 57, 67, 69) sind bei den beiden Gattungen völlig verschieden. Bei Ceratodus ist das Organ deutlich zweilappig, und der grössere Lappen liegt ventralwärts in der Medianlinie zwischen der Körperwand und dem Darme, der kleinere Lappen liegt rechts vom Darme in einer ähnlichen Stellung, wie die ganze Drüse bei Lepidosiren. Die Drüse beginnt unmittelbar hinter dem Herzbeutel und steht in Berührung mit einer Pericardial- oder zwerchfellähnlichen Membran, die sich zwischen Herz und die Bauchhöhle einschiebt. Bei keiner von beiden Gattungen erstreckt sich die Leber bis zur ersten Kammer der Spiralklappe nach hinten. Bei Lepidosiren wird die Leber durch die Insertion der Gallenblase in einen vorderen und einen hinteren Lappen abgetheilt. Bei beiden Gattungen besteht eine Verbindung des Seiten(Hinter)lappens und der rechten Geschlechtsdrüse, wie oben schon beschrieben wurde. Um Gestalt und Lage der Leber in den beiden Gattungen in Uebereinstimmung zu bringen, braucht man nur das Organ bei Ceratodus nach rechts um den Ductus choledochus zu verschieben und dasselbe stark lateral zu comprimiren. Bei Ceratodus bildet die Leber zwei breite, flache, dünne Gewebslappen, die an vielen Stellen von schwammiger Consistenz sind; dieses Schwammgewebe hat seinen Grund in der grossen Aus-

dehnung der venösen Räume, die sich nahe der Mitte jedes Lappens befinden. Es fehlt bei Lepidosiren. Die Lymphräume sind bei beiden Gattungen von ungewöhnlicher Grösse. Häufig erweitern sie sich zu Lacunen. Die Pfortader ist eingebettet in die schwarze Lymphoidmasse der Spiralklappe in den unteren drei Vierteln ihrer Länge. Nachdem sie dies Gewebe verlassen hat, geht sie durch den Raum zwischen dem freien Ende des Lymphoidorgans und der Leber und verschwindet in der letzteren, indem sie auf ihrem Laufe fünf Zweige aus dem hellfarbigen Theile des Lymphoidorgans aufnimmt. Der Vorderdarm und der Mitteldarm werden versorgt durch die vordere Arteria coeliaca und die A. mesenterica, während der Hinterdarm sein arterielles Blut aus der hinteren A. mesenterica erhält. Die bindegewebigen Abtheilungen der Leber des Lepidosiren sind identisch mit denen, welche LANGERHANS a. a. O. Taf. 5 Fig. 6 für den Ammocoetes von Petromyzon Planeri abgebildet und beschrieben hat. Ich war ausser Stande, die Anordnung der Gallengänge bei Lepidosiren festzustellen.

Rectum.

Das Rectum (Fig. 1, 4, 44, 45) kann man vom Mitteldarm nur durch das Fehlen einer Spiralklappe unterscheiden, aber wie oben erwähnt ist, ragt das Ende der Klappenfalte ein wenig in das Rectum hinein. Bei den Dipnoërn findet man keine Spur der kreisförmigen Klappenfalten, die Mittel- und Hinterdarm bei höheren Fischen trennen.

Kloake.

Die Kloake ist verhältnissmässig klein, sie nimmt an ihrer vorderen Wand die Oeffnung des Darmes auf und hinter derselben münden an ihrer dorsalen Wand die Ausführungsgänge des Urogenitalsystemes. Die Harnblase (Fig. 32, 33) liegt zwischen dem Rectum und den Urogenitalausführgängen und mündet dicht vor diesen in die Kloake aus. Die Muskulatur des Hinterdarmes (Fig. 12) besteht aus länglichen, ungestreiften Muskelzellen und ähnelt in der Anordnung der Muskelzüge der Blase; das Epithelium dieses Darmtheiles ist ein einfaches Pflasterepithel. Die Schleimhaut und Submucosa sind durchsetzt mit Lymphoidzellen, obgleich keine ausgeprägten Haufen derselben vorhanden sind. Bei Lepidosiren variirt die Kloakalöffnung (Fig. 1, 2, 32), die gewöhnlich, aber fälschlich, als After bezeichnet wird, ihrer Lage nach

rechts und links von der Mittellinie, auf der sie sich übrigens selten befindet.

Ihre Lage steht in directem Zusammenhange mit der Schwanzflosse; meistens liegt sie an der Abgangsstelle der Bauchflosse der rechten Seite. Der Umstand, dass sie ihrer Lage nach so mannigfach wechselt, zeigt deutlich, dass dieselbe keine wichtige Bedeutung hat. Die Gründe, die ihre Entfernung von der Mittellinie verursachen, liegen in der mechanischen Function der Flossen. Das Thier bringt alle seine Bewegungen durch das Schwanzflossenende und die schlangenartigen Bewegungen des Körpers zu Wege. Alle Flossenschläge geschehen im rechten Winkel zur Sagittalebene des Thieres; diese Umstände bedingen die Lage der Flosse gerade in dieser Ebene, und da sich die Flosse bis zu einem Punkte erstreckt, der vor der Cloakalöffnung liegt, so ist die Mittellinie auch an der Stelle, die gewöhnlich von der Oeffnung eingenommen wird, mit einer Reihe von Flossenstrahlen versehen. Folglich muss die Kloake zur Seite der Mittellinie münden. Bei Ceratodus endigt die Flosse dicht hinter der äusseren Mündung der Kloake, und hier sitzt die letztere genau in der Mittellinie.

III. Urogenitalsystem.

Die allgemeinen Beziehungen des Urogenital-Systems (Fig. 1 5, 12, 19, 24, 25, 30, 32, 33, 57, 59, 65, 69, 73, 75) zu den anderen Eingeweiden sind bereits besprochen. Das Folgende ist eine kurze Beschreibung der verschiedenen Theile des Systems in ihrer makro- und mikroskopischen Structur. Vielleicht zeigen die Urogenital-Organe dieser Thiere mehr als die andern Gruppen von Organen die Vereinigung der amphibischen Charactere mit denen der Fische; die wahrscheinliche Existenz der Nephrostomata (Fig. 35) bei Lepidosiren, die stark entwickelten Eiweiss absondernden Drüsen der Eileiter, wie auch die dreifachen Krümmungen der letzteren sind Eigenthümlichkeiten, die an die Amphibien erinnern. Was die zuletzt genannten Charactere angeht, so stehen hier die Dipnoi zwischen den Amphibien und den Plagiostomen, denn bei letzteren sind die Drüsen der Eileiter wie auch ihre Faltungen niemals so gut entwickelt wie bei den Dipnoi. Die Eierstöcke (Fig. 24, 32, 59, 69) sind an Gestalt und Ausdehnung sehr verschieden je nach den verschiedenen Perioden ihrer functionellen Entwicklung bei den reifen Thieren. Im unreifen Zustande sind sie lange Bänder von fein granulirter Substanz, die sich

durch die ganze Länge der Leibeshöhle erstrecken. GÜNTHER (12), p. 74 ff.) constatirt, dass die „Ovaries of the two sides differ from each other in form", namentlich sei der rechte Eierstock gewöhnlich viel breiter, aber auch kürzer als der linke. Bei den Exemplaren, die mir zur Verfügung standen, waren die Eierstöcke an Ausdehnung und Aussehen auf beiden Seiten gleich; nur das rechte Organ war, wie bei Lepidosiren, durch einen Theil seiner Länge fest an die Leber gebunden. Bei Lepidosiren waren die beiden Drüsen in allen Exemplaren gleich. Sie sind weiss und glatt, wenigstens so lange die Eier noch klein sind. Bei Ceratodus sind sie deutlich lappig, in dem einen Exemplare eines unreifen Weibchens waren sie von tief schwarzer Farbe. Die Zunahme an Volumen geht Hand in Hand mit einem Wechsel der Farbe und einem Verschwinden der Lappen. Die Geschlechtszellen sind bei der Reife in zwei dünne Säcke eingeschlossen, in einen äusseren peritonealen (diese Membran umhüllt die Geschlechtsdrüsen nicht gänzlich, so dass sie ein Mesorchium (resp. Mesovarium) bildet, sie ist vielmehr an ihrem dorsalen Rande weit offen) und einen inneren, der aus den äusseren Maschen des bindegewebigen Stromas geformt ist. Keine Oeffnungen führen von diesen Säcken in die Leibeshöhle, auch keine nach aussen. Bei beiden Geschlechtern werden die Sexualzellen frei in die Leibeshöhle entleert, und zwar durch das Bersten der Drüsenwände. Bei dem Weibchen functionirt der Müller'sche Gang als Eileiter (Fig. 24, 59) und die Eier gelangen in die Ostia tubae, die zu beiden Seiten des Herzbeutels liegen. Beim Männchen ist die Art und Weise der Spermaausführung nicht bekannt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass spätere Untersuchungen feststellen werden, dass das Sperma durch die Pori abdominales nach aussen gelangt und dass infolgedessen die Vasa deferentia (Müller'sche Gang [1]) des Männchens) bei den Dipnoi ohne Function bleiben; sie sind, soweit bekannt, beim Männchen stets vorhanden, wenn sie auch nicht so entwickelt sind wie beim Weibchen.

Das dicke muskulöse Aussehen der Eileiter, das HYRTL für den Lepidosiren beschreibt, rührt von der grossen Entwickelung der Schleimhautfalten her, welche zur Zeit der geschlechtlichen Reife stark anschwellen [2]).

---

[1]) Es kann kein Zweifel bestehen, dass dies nicht der Leydig-scher Gang der Amphibien ist, sondern dass er dem Müller'schen Gange resp. dem Eileiter des Weibchens entspricht.

[2]) Die Thiere paaren sich im August und laichen 6 bis 10 Fuss tief

Wie Günther annahm und wie kürzlich durch Beobachtung festgestellt ist, erhalten die Eier des Ceratodus eine albuminöse Decke bei ihrem Durchgang durch die Eileiter und sie verlassen den Körper des Thieres in perlschnurartigen Strängen, ähnlich wie bei manchen Amphibien. Der Eileiter ist stark gewunden und die Eiweissdrüsen sind in der Wand bei Ceratodus vorzüglich entwickelt. Die Structur der Hoden des Ceratodus hat Günther a. a. O. p. 550 wie folgt beschrieben.

„The structure of the testicle was found not to be identical on both sides. In the left testicle three strata can be distinguished on external inspection and by transvers section made about the middle of its leugth, viz: — a light liver-colored substance, forming by for the greater portion of the organ; then a much thinner and narrower stratum of whitish color, lying on the liver-colored substance along the line of atttachment to the intestine; finally a still more superficial and still narrower layer of a dark yellow fatty blastema which accompanies the vena testicularis. A duct (vas longitudinale) traverses the whitish substance of the testicle from one end to the other (Pl. XL, Fig. 3 and 4 a); it is widest in the middle (scarcely one sixteenth of an inch), and tapers towards its extremeties without penetrating to the surface of the testicle; its walls are perforated by innumerable pore-like openings, leading immediately into the canaliculi seminifuri (d). Colored fluid injected into the duct was equally distributed throughout the substance of the testicle, through the whitish portion as well as the liver-colored; but in the former the canaliculi seminiferi were more distinct, visible to the naked eye, densely packed; parallel to one another, arranged in obliquely decussating rows.

The course and arrangement of the canaliculi in the liver-colored substance of this (left) side could not be clearly made out, as it had too much suffered by decomposition; but on the right side they could easily be filled with fluid, at least those nearest the surface, they run parallel to one another, across the, testicle, at right angles to its longitudinal axis, they have a slightly wavy course, but do not subdivide, and appear to be equally wide throughout their length.

---

im Wasser, in flachen Gruben, die zur Aufnahme der Eier in schlammigen Ufern ausgehöhlt sind. Man hat die Jungen künstlich ausgebrütet und gefunden, dass sie den Kaulquappen von Rana in ihrem äusseren Character gleichen. Männchen und Weibchen sind während der Laichzeit stets bei einander.

The longitudinal duct (a) is present, as on the left side but the whitish stratum, if present at all, must be extremely thin, whilst the adipose substance is spread over the inner third of this testicle, surrounding the vena cava."

Die merkwürdigen verzweigten Vasa longitudinalia, die oben beschrieben sind, erfordern noch nähere Untersuchung, bevor ihre Natur klar liegt. Ihre Lage innerhalb der Adenoidsubstanz der Geschlechtsdrüsen, ihr geschlossener Zustand und das Vorhandensein eines Müller'schen Ganges, der fähig ist, als Vas deferens zu dienen, scheinen anzudeuten, dass ihre gegenwärtige Function nicht die eines Samenausführungsganges ist. Wenn die Röhrchen, die der Verfasser als Canaliculi seminiferi beschreibt, wirklich solche sind, so wird ihre Existenz beweisen, dass die Sexualdrüsen und die Nieren zu einander in ähnlichen Verhältnissen stehen, wie Balfour und Parker (On the development of Lepidosteus 1882) für den Lepidosteus mitgetheilt haben, wo die „seminiferous tubules", (Segmentalröhren), durch die Nierensubstanz gehen und in den Nierengang münden [1]).

Die feineren Einzelheiten der Struktur der männlichen Organe des Lepidosiren haben noch keine genaue Darstellung gefunden. Die einzige Beschreibung der makroscopischen Verhältnisse ist die von Wiedersheim (36) (p. 796). Die Weibchen scheinen viel häufiger zu sein als die Männchen. Wiedersheim sagt a. a. O.:

„Die Hoden von Protopterus (Fig. 577, *Ho*) erstrecken sich durch die ganze Leibeshöhle hindurch. Sie beginnen schon weit vorne hinter dem Kiemenkorb fein zugespitzt, schwellen dann rasch zu breiten, glatten Bändern an, mit welchen die Niere (*N*) untrennbar fest verwachsen ist. Letztere wird theils lateral-, theils medianwärts von ihnen umgeben (Fig. 577, *Ho*, Ho^1), ja gegen die Cloake zu, liegen die zu einer kegelförmigen Masse verschmelzenden Hinterenden der beiden Hoden (Ho^1) auch noch auf der Dorsalseite der Niere, welche somit fast ganz in die Hodensubstanz eingepackt liegt. Die beiden medialen Hodenränder sind an mehreren Stellen durch strickleiterartige Commissuren in der Mittellinie mit einander verbunden, und im Centrum einer derartigen Hodensubstanz-Brücke läuft eine zum Nierenpfortadersystem gehörige Vene (Fig. 577, Ho^2, *Ve*). Auch vom hinteren, unpaaren Hodenende herauf erstreckt sich in der Medianlinie ein von Stelle zu Stelle knotig anschwellender, dünner Strang aus

[1]) Vergl. auch R. Wiedersheim (35) pp. 794—796.

Hodensubstanz, welcher sich bei manchen Thieren mit der hintersten Quercommissur verbindet (Fig. 577, *Ho*[3]).

So treffen wir also auch bei Dipnoërn Andeutungen einer beginnenden Verwachsung beider Hoden.“

Diese Beschreibung wird in ihren Hauptsachen auf den unreifen Zustand der weiblichen Organe passen. Die Quercommissuren, welche die Nieren- und Geschlechtsdrüsen der beiden Seiten verbinden und die nach der Ansicht des Verfassers aus Hodensubstanz bestehen, sind beim Weibchen (und das Gleiche wird bei fernerer Untersuchung wohl auch beim Männchen festgestellt werden) aus demselben Lymphoidgewebe gebildet, welches zum grössten Theil das ganze Urogenitalsystem einschliesst.

Es ist gleichfalls recht wahrscheinlich, dass die paarige Anordnung der echten Hoden verdeckt wird durch das Lymphoidgewebe, welches an ihren hinteren Enden in einer gemeinsamen Masse verschmilzt. Beim Weibchen hat das Eierstockgewebe sicher diese Anordnung.

Die bleibende Niere der Dipnoi besteht nur aus dem Mesonephros und entspricht daher genau der Niere der Ganoiden und Teleostier [natürlich mit Ausnahme des Theiles, den man Kopfniere nennt, falls diese Kopfniere dem Pronephros entspricht, was aber äusserst fraglich ist].

Die Peritonealtrichter der Segmentalröhren (Nephrostomata) fehlen wenigstens bei Ceratodus, und ob sie bei Lepidosiren vorhanden sind, muss erst noch untersucht werden, ehe definitive Schlüsse gezogen werden können. Der Pronephros ist gänzlich verschwunden, seine Entwickelung wird sich wahrscheinlich wie bei den Amphibien herausstellen.

Der Urnierengang des Ceratodus, der als Ausführungsgang functionirt, ist nicht in die Nierensubstanz eingebettet wie bei Lepidosiren, sondern liegt zwischen den Falten des starken Ligamentum suspensorium. Die Nieren sind verhältnissmässig viel grösser bei Lepidosiren, als bei Ceratodus (Fig. 24, 69, 33, 34), sie liegen in den hinteren zwei Dritteln (oder bei dem letzteren in der hinteren Hälfte) der Abdominalhöhle und nehmen an Grösse zu, je mehr sie sich nach hinten erstrecken. Bei Lepidosiren (Fig. 34) sind sie nach vorn zugespitzt, bei Ceratodus endigen sie vorn und hinten in runden Lappen (Fig. 74). Ihre Verbindungen mit der Geschlechtsdrüse und der Leber wurden bereits beschrieben. Bei jungen Exemplaren des Lepidosiren (Fig. 24) (von 10—15 cm Länge) zeigen die Nieren keine Spur von der Lappenbildung, die

später so deutlich ausgeprägt ist. Niemals sind die Lappen so scharf markirt, noch die Nierengänge so dicht zusammengepackt, wie bei Ceratodus. Beim letzteren hat die Niere (Fig. 2, 3, 74) acht bis zwölf Lappen von verschiedener Form und Grösse, die an ihrem inneren Rande durch ein starkes Bindegewebs-Ligament, welches von den zum Urnierengang tretenden Segmentalröhren durchbohrt wird, an dem Nierengang vereinigt sind. Diese ausgeprägte Metamerie des Nierenkörpers scheint in keiner Weise mit der Wirbelmetamerie in Zusammenhang zu stehen. Die echte Nierensubstanz bildet am lateralen Rande des Ligaments einen in Windungen liegenden Wulst und breitet sich von da eine Strecke weit medianwärts über die dorsale Fläche des Ligaments aus (vergl. Fig. 44, 45). Die Venae advehentes sind über die dorsale Oberfläche verbreitet, gewöhnlich existirt ein kleiner Zweig für jeden Nierenlappen (Fig. 44).

Die Oeffnungen der Segmentalröhren in dem Nierengang unterscheiden sich nach ihrer Grösse wie Fig. 74 zeigt. Die grösseren halbmondförmigen Oeffnungen sind die Mündungen von kurzen Gängen, die durch die Vereinigung von mehreren primären Segmentalröhren gebildet werden. Die Anzahl sowohl der primären als der combinirten Röhren, die in den Wolffschen Gang münden, scheint sehr zu variiren. Günther fand, dass die Ureteren nur von wenigen primären Harnröhren durchbohrt waren. Die Nieren des Lepidosiren (Fig. 61) (vergl. auch Hyrtl Tab. 5 und Wiedersheim (35) Fig. 556) sind verlängerte, etwas spindelförmige Körper, die mehr oder weniger lappig erscheinen, je nach dem Alter des Individuums. Der Ureter ist durch den grössten Theil seiner Ausdehnung in der Nierensubstanz eingebettet, aber er taucht hervor, ehe er in die Blasenwand eindringt um nahe der Mündung der Geschlechtsgänge und der Blase in die Cloake einzumünden. Die beiden Gänge sind in ihrem untern Theile durch eine gemeinsame Scheide eingeschlossen, aber jedes Lumen kann für sich bleiben und eine selbständige Mündung in die Cloake haben; andererseits können die Gänge sich nahe der Cloake zu einem gemeinsamen Gange vereinigen mit nur einer Mündung in dieselbe. Die Blase entspricht weder der Allantois der Amniota noch der Harnblase der Teleostei, denn während die letztere eine Erweiterung der Uretern ist, ist die Blase der Dipnoi eine Ausstülpung der Cloakalwand, dorsal vom Rectum[1]). Bei

[1]) In dieser dorsalen Lage zum Darm liegt allerdings kein stricter Beweis gegen die Möglichkeit, die Cloakenblase der Dipnoër mit

Lepidosiren ist die Blase vollkommener getrennt von der Cloake, als bei Ceratodus. — Die Struktur der Eierstöcke (Fig. 22) ist direkt vergleichbar mit der der Urodelen. Die verschiedenen Stadien in der Entwicklung der Eier aus dem Keimepithel sind, soweit bei dem in Alkohol konservirten Material festgestellt werden konnte, wesentlich dieselben, wie sie für niedere Wirbelthiere constatirt sind. Wenn die Eier völlig entwickelt sind, so ist eine Hälfte ihrer Oberfläche pigmentirt (diejenige, welche gegen die freie Oberfläche des Eierstockes gerichtet ist), während die andere Hälfte farblos bleibt. Die Struktur der eiweissabsondernden Drüsenschleimhaut (Fig. 48) der Eileiter ist sehr ähnlich derjenigen, die Loos (16) für Rana beschrieben hat, so dass ich nicht weiter darauf einzugehen brauche.

Reflexionen.

Das Vorkommen eines für den äussern Anblick einfachen, geraden Darmes (Fig. 44. 45) bei den Dipnoi verdient mindestens eine kurze Betrachtung; es gilt ja als fast constantes Gesetz, dass pflanzenfressende Thiere im Allgemeinen einen verhältnissmässig complicirten Darm haben, ich erinnere an den langen Darm der Kaulquappe und seine grosse Verkürzung bei der Gewöhnung des ausgewachsenen Thieres an Fleischnahrung.

Bischoff, Hyrtl und Günther schliessen aus ihren Untersuchungen über die Bezahnung von Lepidosiren und Ceratodus, dass die Dipnoi besonders zum Pflanzenfressen geeignet seien. Kein bekannter Fisch und kein Amphibium besitzt solche oder nur ähnliche Zähne. Chimaera steht ihnen in der Bezahnung am nächsten. Abgesehen von den Dipnoi, ist kein Beipiel eines pflanzenfressenden Thieres bekannt, das mit einem kurzen geraden Darme versehen ist, und kein pflanzenfressendes Thier ist bekannt, das eine Spiralklappe besässe [1]). Andererseits wird ein **kurzer**

der Allantois der Amphibien zu homologisiren. Man denke an die doch morphologisch gleichwerthige und doch so verschieden gelagerte Lunge einer- und Schwimmblase andrerseits.

[1]) Vergl. Hyrtl's (16) Beschreibung des Magens von Heterotis. Er sagt a. a. O. p. 1: „Man hat das Bild eines Echinus und Muskelmagens eines kornfressenden Vogels vor sich." „Heterotis ist ein pflanzenfressender Fisch." Auf Taf. III Fig. 3 stellt er den Vorderdarm dar als bestehend aus einem leicht trichterförmigen Oesophagus, dem ein dickwandiger kropfartiger Vormagen folgt, welcher unmittelbar in den dickwandigen Muskelmagen übergeht.

mit Spiralklappe versehener Darm häufig unter den fleischfressenden niederen Wirbelthieren gefunden und bezeugt eine Fähigkeit zu schneller Verdauung neben grosser Muskelthätigkeit.

GÜNTHER sagt a. a. O. p. 518: „but whilst the dentition of Lepidosieren is chiefly adapted for piercing and cutting, that of Ceratodus is modified for cutting and crushing. These teeth in their paucity, relative size and mode of fixation to the maxillae resemble those of Chimaera and some of the extinct cartilaginous fishes ...; but ... differ from any known dental apparatus in the class of fishes in the modifications of the working surface which at once adopts them for piercing, cutting and crushing.“

Die Bezahnung bei Lepidosiren ist nach meiner Meinung eben so wenig zum Durchbeissen geeignet wie die des Ceratodus; die Zähne sind bei beiden Gattungen von gleichem Typus, die Höcker sind kurze dicke Kegel und besitzen nicht die spitzen Contouren, die characteristisch sind für die Zähne fleischfressender Haie. Die Dipnoi bewahren einen primitiven Zustand ihres Darmrohres dadurch in prägnanter Weise, dass die Verdauungsprocesse gänzlich auf die Klappenregion des Kanals beschränkt sind, also auf jenen Abschnitt, der genau dem Mitteldarm des Foetalzustandes entspricht. Bei den Selachiern und den Ganoiden ist der Magentheil des Vorderdarmes schon vollständig ausgeprägt und spielt bei der Verdauung eine wichtige Rolle. Dass die Dipnoi als Nachkommen eines sehr alten Stammes anzusehen sind, darauf deutet, wie oben schon ausgeführt, ihre ganze Organisation und geographische Verbreitung hin.

Wenn man die wenig schwankenden Charaktere ihres gegenwärtigen Organisationsplanes in Erwägung zieht, so ist Grund vorhanden zu der Annahme, dass ihr Futter ursprünglich aus hartschaligen Thieren von geringer Grösse bestand, da ihre Zähne besonders zum Zerbrechen von Schalen geeignet sind und ihr Darm zur Verdauung von thierischer Substanz. Die Abnahme dieser Nahrung mag in späterer Zeit wohl zu einer Aenderung in der Lebensweise geführt haben. Solche wichtige Characteristica, wie Zähne und Darm, verändern sich langsam und nach der Regel nur, wenn die Aenderungen in anderen Organen als Anpassungsmittel nicht genügten, die Rasse bei ihrer ursprünglichen Lebensweise zu erhalten, und so kommt es, dass die wenigen Vertreter dieser Ordnung, welche sich dem Wechsel der Lebensverhältnisse anpassen konnten, die Anomalie zeigen, dass Pflanzenfresser mit

einer Spiralklappe versehen sind. Der Darm ist bei Ceratodus stärker verändert, als bei Lepidosiren, und diese Verschiedenheit correspondirt mit der Grösse der Veränderung, die die Function erfahren hat. Die grosse Ausdehnung der Magengegend und des vorderen Theiles vom Mitteldarm, die dickere Axe und die geräumigen Kammern der Spiralklappe bei dem ersteren Thiere sind offenbar Folgen der plantivoren Lebensweise. Das Futter des Ceratodus besteht gegenwärtig aus verschiedenen kleinen Mollusken (reichliche Schalen von Gasteropoden und Lamellibranchiaten fanden sich im Darme), Gras, Riethgras und zahlreichen anderen Pflanzenstücken. (Nach einer Notiz in einem der letzten Hefte des „The Zoologist" frisst der Ceratodus am liebsten die Blüthen von Eucalyptus, wo er dieselben finden kann.) Die Pflanzenreste zeigten keine Spuren von Mastication, während die Schalen durch Druck zerbrochen waren. Hierbei ist von Interesse der folgende Bericht einer erschöpfenden Analyse, die ich Herrn Prof. Dr. BAUMANN, Direktor der medicinischen Abtheilung des chemischen Laboratoriums der Universität Freiburg, verdanke. Die Pflanzentheile sahen innerhalb der Spiralklappe nur wenig durch die Verdauungsprocesse afficirt aus. Die Blätter behielten meistentheils ihre ursprüngliche Gestalt, obgleich die Zellen ihr Chlorophyll und Protoplasma verloren hatten. Es wurden Theile des Darminhalts aus den verschiedenen Kammern der Spiralklappe entnommen und diese analysirt, was folgendes Resultat ergab.

„Der aus Pflanzenresten bestehende Darminhalt wurde zur Untersuchung auf Verdauungsfermente resp. Verdauungsprodukte vom Alkohol getrennt und in 3 Theile getheilt. Der erste wurde mit Wasser extrahirt, wobei nur Spuren fester Stoffe in Lösung gingen; letztere war immer eine harzige Substanz, schwach opalescent und enthielt kein diastatisches Ferment; Peptone, Tyrosin und Leucin sind nicht vorhanden.

Die zweite Portion wurde mit Salzsäure von 2 Promille Salzsäuregehalt extrahirt; die nach 24 Stunden abfiltrirte Lösung enthielt keine Spur Pepsin.

Die dritte Portion wurde mit sehr verdünnter Sodalösung extrahirt; die Lösung zeigte auch in diesem Falle keinerlei Verdauungswirkung.

Der von den Massen abgegossene Alkohol gab beim Verdunsten einen Rückstand, der zum grössten Theil in Wasser unlöslich war und aus verseifbaren Fetten, denen Spuren von Cholestearin beigemengt waren, bestand. Der Wasserauszug dieses Rück-

standes zeigte beim Kochen mit Kupfersulfat und Natronlauge eine geringe Reduction und gab mit Millons Reagens eine Spur einer Eiweissreaction.

Wenn man annimmt, dass durch das längere Verweilen unter Alkohol alle etwa vorhandenen Fermente zerstört und das Eiweiss in den Pflanzenresten durch Coagulation völlig unlöslich wurde, so bleibt doch bemerkenswerth, dass auch keinerlei Verdauungsprodukte wie Peptone und weitere Zerfallsprodukte des Eiweisses, wie Tyrosin und Leucin nachgewiesen werden konnten. Die letztgenannten Stoffe wären durch die Berührung mit dem Alkohol jedenfalls nicht verändert worden [1]).

Freiburg i/Br. 16. Juni 1884.

E. Baumann."

Der Darm zeigt die einfachste äussere Form, die man bei Wirbelthieren (abgesehen von Cyclostomen und Chimära) kennt, und ist viel primitiver, als der Darm der Elasmobranchii. Bei der Vergleichung mit dem Darm der niedrigeren Amphibien liegt die Frage anders, denn während bei den Dipnoi der Kanal ein einfaches Aussehen und einen geraden Lauf durch die Leibeshöhle beibehalten hat, hat sich seine innere Wand in eine schraubenartige Klappenfalte differenzirt, die sich durch die ganze Länge des Mitteldarmes erstreckt. Bei den niedrigen Amphibien bewahrte der Darm sein einfaches Innere, aber der Kanal wurde complicirt durch Verlängerung und daraus hervorgehende Krümmung innerhalb der Leibeshöhle, z. B. bei Menobranchus, bei Gymnophionen etc. Darin sehen wir einen der wichtigsten Divergenzpunkte zwischen den Fischen und Amphibien. Die Elasmobranchii haben sich auf beiden Linien entwickelt, aber sie haben den Klappenzustand eher erreicht, als der Kanal sich verlängerte. Hiernach muss der ursprüngliche Amphibientypus niedriger gestellt werden, als der der Dipnoi und Selachii, die augenscheinlich so nahe miteinander verwandt sind, wie die Dipnoi mit den Ganoiden.

Von einem vergleichenden Standpunkte aus betrachtet, umfasst das Lymphsystem im weitesten Sinne des Wortes sämmtliche flüssige Gewebe, welche in mehr oder weniger bestimmten Kanälen durch den Körper circuliren. Bei den einfacheren thierischen For-

[1]) Vergl. das oben über die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel Gesagte.

men, z. B. bei den meisten Wirbellosen, ist diese Flüssigkeit gewöhnlich ganz farblos oder zeigt auf gewisse Strecken eine Färbung, und auf Grund der äusseren Umstände, unter denen jene leben, können wir annehmen, dass die Function dieser Flüssigkeit fast gänzlich eine ernährende ist. Unter den Wirbelthieren und bei einigen höheren wirbellosen Formen erleidet die ursprünglich einfache Flüssigkeit verschiedene Grade von Differenzirung und Hand in Hand mit diesen Veränderungen, als Ausdruck ihrer physiologischen Wichtigkeit, entstehen neue Organe und Organsysteme, die nur mit der Mechanik des Kreislaufes dieses flüssigen Gewebes zu thun haben. Bei den höheren Wirbelthieren erreichen diese Organe ihre höchste Entwickelung, obgleich sie nie ihre höchst mögliche Vollkommenheit erlangen. Bei der gegenwärtigen Betrachtung des Gegenstandes können die Organe, die bei dem Kreislauf betheiligt sind, ausser Acht gelassen werden, da sie bei dem ursprünglichen Zustande nicht existiren und da bei höchster Entwickelung, die Lymphflüssigkeiten an einigen Theilen ihres Laufes aus ihrer Bahn heraustreten und dabei dem unmittelbaren Einfluss der mechanischen Kraft entgehen, die in diesen Organen wirksam ist. Die Lymphgewebe der Wirbelthiere kann man in drei Kategorien zerfällen: die Lymphe (in ihrem eigentlichen, gewöhnlichen Sinne), das Blut und den Chylus.

Die beiden letzteren sind nur Formen des zuerst genannten, ausgezeichnet einerseits durch das Vorhandensein rother, respiratorischer Elemente, die der Regel nach auf bestimmte Kanäle beschränkt sind, und andererseits durch einen hohen Procentsatz von Ernährungsstoffen, die vom Darme herrühren. Die sorgfältigste chemische Analyse entdeckt keinen konstanten, wesentlichen Unterschied in diesen drei Arten der Lymphe, abgesehen von dem eben Mitgetheilten, während die beiden secundären Arten nach Entfernung ihrer speciellen Elemente mit der ursprünglichen Form der eigentlichen Lymphe in ihrer Zusammensetzung übereinstimmen. So weit diese Flüssigkeiten deutlich sich unterscheiden (d. h. unterscheidende Merkmale besitzen), kann man ihnen mehr oder weniger eine selbständige unabhängige Circulation zuschreiben. Der Lauf einer jeden vereinigt sich an einigen Stellen mit den beiden anderen und so entsteht eine fortwährende Vermischung der drei Variationen, der natürlich eine entsprechende Trennung folgt. Die rothen Blutkörperchen können sich in ihren eigenen Kanälen nicht mit der Lymphe (im engern Sinne) vermischen, dasselbe gilt vom Chylus. Der Chylus kann sich nicht mit der

Lymphe vereinigen, wohl aber mit dem Blute. Und die Lymphe andererseits kann an jeder Stelle des Laufes in die Circulation der anderen beiden eintreten und aus ihr heraustreten. Die grössere Complicirtheit der Organismen verlangte eine höhere Entwickelung der Athmungswerkzeuge, warum und wie, lehrt die Betrachtung bald. Der Punkt, wo das respiratorische Element (Oxygen) eintritt, sind die Kiemen oder die Lunge, und die Blutkörperchen (d. h. die rothen zellenartigen Elemente der Lymphe) sind die Uebertragungs- und Vertheilungsmittel. Ein Punkt, der vor allen andern hervorgehoben werden muss, ist dieser: Die eigentliche Lymphe (d. h. die farblose Flüssigkeit mit ihren farblosen Zellen), circulirt vollständig durch die Gewebe der Organismen, während die respiratorischen Lymphtheile oder Elemente auf bestimmte Kanäle beschränkt sind. Diese Lage der Dinge passt zu anerkannten biologischen Gesetzen. Die Nährstoffe müssen in unmittelbare Berührung mit der zur ernährenden Zelle gebracht werden, und desgleichen können die soliden Stoffe, die durch die Zelle ausgeschieden werden, nur durch einen flüssigen Strom oder durch eine andere lebende Zelle entfernt werden. Nicht so bei den Gasen, die bei den Lebenserscheinungen in Frage kommen. Sie müssen wegen ihres grossen Diffusionsvermögens (namentlich für solche, von denen sie leicht absorbirt werden) so nahe dem Aufnahmepunkte gebracht werden, dass nur die Diffusion den Bedarf der Zellen, die von irgend einem gegebenen Punkte versorgt werden müssen, befriedigen kann, was vice versa von den ausgeschiedenen Gasen gilt.

Das ist die Erklärung für die Beschränkung des Kreislaufes der respiratorischen Zellen. An einem Blutgefässe, in welchem das Blut circulirt, haben wir nicht nur den Strom in dem bestimmten Kanale zu betrachten, sondern auch (und das bezieht sich namentlich auch auf die Blutcapillaren) die Ströme des Lymphplasmas durch die Wände in das benachbarte Gewebe, eine Circulation, die durch Transudation und Osmose zu Stande kommt. In Uebereinstimmung mit der Spezialisirung des respiratorischen Theiles erscheinen besondere Kanäle für die Ströme der nächsten Differenzirung, die in der Lymphflüssigkeit entsteht. Dies sind die Chylusgefässe, welche die Lymphe mit ihren Nährstoffen aus dem Intestinaltractus in das gemeinsame Circulationscentrum führen, von wo aus sie an die peripheren Verbrauchspunkte gelangen.

Noch eine andere Function steht im engsten Verhältnisse zur Ernährung, die wir ebenfalls den drei Arten der Lymphe zuschreiben können, nämlich die Excretion. Wie alle anderen, sind auch die Lymphgewebe einem fortwährenden Wechsel unterworfen durch das Absterben ihrer Elemente und die Bildung neuer Zellen zu deren Ersatz; wie schnell und vollständig dieser Wechsel vor sich geht, ist noch nicht festgestellt.

Die Erneuerung der Lymphzellen geschieht bei den einfacheren Thieren gänzlich innerhalb des Lymphgewebes selbst, bei den höheren Formen dagegen entwickelt sich eine Anzahl Organe, die im Allgemeinen in der Struktur übereinstimmen und mehr oder weniger auch in der Function (soweit man die letztere in den einzelnen Fällen kennt), und diese Organe scheinen in engem Verhältnisse zu stehen zur Erzeugung der Lymphzellen. Diese Gewebe, die man bezeichnet als Adenoid- oder Lymphoidgewebe, Lymphdrüsen und Follikel, Milz u. s. w., stehen in zwiefacher enger Beziehung zur Lymphflüssigkeit, erstens als Zellenvermehrungsorgane und zweitens als Circulationscentren für die Lymphzellen. (Bei der Milz auch für die Blutkörperchen.) Was die Vermehrung der Zellen angeht, so ist es sicher, dass in der Milz, wie in anderen Geweben, wenigstens ein gewisses Quantum der Elemente durch Theilung innerhalb des Gewebes entsteht.

Ein Beweis für die grosse Schwierigkeit, welche die Untersuchung der Processe bei der Ernährungsfunction darbietet, ist die Thatsache, dass trotz aller Arbeit, die auf den Gegenstand verwandt ist, unsere Kenntniss der Fundamentalprocesse noch vieles an der wünschenswerthen Genauigkeit und Vollständigkeit zu wünschen übrig lässt. Zwar sind diese Untersuchungen meist vom medicinischen Standpunkte aus geführt und in der Regel an höheren Wirbelthieren. Diese beiden Umstände haben an sich die erreichten Resultate sehr beeinflusst, und zu einem gewissen Grade den erreichbaren Resultaten Schranken gesetzt. Eins der Probleme, deren Lösung noch aussteht, ist — das Ultimatum der Verdauung, d. h. das letzte Verhältniss zwischen dem Thiere und dem Nahrungspartikel als solchem. Bei einiger Erwägung findet man alsbald, dass die Verdauung in letzter Instanz eine intracelluläre Erscheinung sein muss. Ferner, dass die Verdauung ohne die chemische Wirkung von lebendigem Protoplasma auf die Nährstoffe unverständlich ist, was die Berührung eines fremden Körpers (Nährstoff) mit den Protoplasmaelementen (Protoplasma-Molekülen) voraussetzt. Diese Veränderungen müssen verschieden sein, je

nach dem Character des Körpers, der zu verdauen ist, und sie sind abhängig von der gegenseitigen moleculären Attraction der beiden Körper (vergl. z. B. die chemischen Veränderungen, die in einer Amoebe stattfinden, wenn sie Stärkekörner oder Fettpartikel verdaut), kurz, um intracellulare Verdauung denkbar zu machen, muss man die Differenzirung (Sekretion) einer Substanz durch das Protoplasma annehmen, die sich selbst von dem Protoplasma unterscheidet und mit dem Nährstoffe eine chemische Verbindung eingeht. Dieser spezialisirte Theil des Protoplasmas muss für die Nährstoffe eine grössere Affinität haben, als für das Protoplasma. Ferner ist es nothwendig, dass das Resultat aus der Combination der Nährstoffmoleküle und des specialisirten Protoplasmas ein „lebendes Protoplasma“ ergeben muss, ähnlich dem, welches die Protoplasmaelemente der Combination erzeugt hatte. Unter den Metazoen, die einen Verdauungskanal und eine circulirende Nährflüssigkeit besitzen, aber keine drüsenartigen Zellenkolonien am Darme, geschehen die Verdauungsprozesse vermittelst der Entodermzellen und der körperlichen Bestandtheile der Nährflüssigkeit (Leukocyten). Die ersteren nehmen an der Verdauung Theil, indem sie entweder eine Verdauungsflüssigkeit absondern oder indem sie solide Partikel gradezu in sich aufnehmen, um sie in ihrem Innern zu verdauen oder indem sie dieselben durch ihre Substanz hindurch gehen und in die nutritive Flüssigkeit übergehen lassen. Die Leukocyten dagegen verdauen diese Partikel oder umschliessen dieselben wenigstens. Sie können auch aus der Leibeshöhle durch die intercellulären Räume zwischen den Entodermzellen in die Darmhöhle gelangen, wo sie Nährpartikel aufnehmen und dann vermuthlich auf einem ähnlichen Wege zur Circulation zurückkehren [1]). Diese Wanderungen sind nicht wunderbarer, als die der Lymphzellen in den Geweben des Körpers. In wie weit sie die Nahrung, die sie mit sich führen, verdauen oder assimiliren, ist eben so unsicher, als die genaue Art und Weise der Uebertragung (der eingeschlossenen Partikel) auf andere Zellen in den Geweben des Organismus (nach Mischer-Reusch (43) nähren sich die Keimzellen bei Salmo von den farblosen Zellen der Nährflüssigkeit (den farblosen Blutkörperchen resp. Lymphzellen) und durch diese mittelbar von den grossen Seitenmuskeln, die, wie man beobachtet hat, während des sexuellen Reifens allmählich resorbirt werden). Die farblosen Lymphzellen können alle fremden

[1]) Vgl. Wiedersheim (36) p. 195—198, Fig. 181, auch (37).

Körper fressen, welche ihren Weg in die Leibeshöhle finden. Zugleich mit der zunehmenden Differenzirung des Verdauungstractus werden wir besondere Einrichtungen zur Weiterführung der Nahrungsbestandtheile erwarten dürfen; und diese Differenzirungen treten auf als Zellenhaufen oder Zellengruppen, die in Berührung oder in enger Verbindung mit dem Darm stehen.

Als solche möchte ich z. B. die Thymus der Selachii, das Lymphoidgewebe des Darmes der Dipnoi, Acipenser etc., die sog. Milz der Teleostii und anderer Fische ansehen. Sie können nicht in eine Linie gestellt werden mit echten absondernden Zellkolonien resp. Drüsen, sondern sie sind vielleicht eine Art Vorläufer solcher höher differenzirten Bildungen. Bei einer Betrachtung der Lage und des Baues des Lymphoidorganes der Dipnoi wird man dasselbe in Beziehung bringen zu Milz und Lymphdrüsen beziehungsweise zu den Follikeln höherer Thiere, nicht im morphologischen Sinne, sondern im physiologischen.

Dass die Appendices pyloricae der Ganoiden und Teleostii mit dem Lymphoidorgane der Dipnoi in genetischer Verwandtschaft stehen, wie Wiedersheim a. a. O. p. 563 Anm. 1 annimmt, erscheint unwahrscheinlich, sowohl wegen der wesentlichen Verschiedenheit in der Struktur beider Organe, als auch wegen der verschiedenen Gefässverbindungen der beiden Organe. Das Lymphoidorgan ist phyletisch unzweifelhaft älter, und da es zur A. coeliaca und V. portae in so engen Beziehungen steht, so müssten die Organe, die von ihm abstammen, wenigstens Andeutungen solcher Beziehungen zeigen.

Wiedersheim stellt, und mir scheint dies richtiger, die Annahme auf, dass sie als unabhängige Bildungen ihren Ursprung haben konnten bei den Knorpelganoiden und dass sie sich auf die Teleostei vererbt haben. Werden sie von dem Lymphoidorgan abgeleitet, so lassen sich keine Uebergangsstadien nachweisen, die dafür sprechen. Bei Chimaera und einigen Haiformen sind bekanntlich Pankreas und Milz zusammengewachsen. Zwischen dem Milzgewebe und dem des Pankreas befindet sich ein Adenoidgewebe, welches dieselben mehr oder weniger umgibt und sie zu einem zusammenhängenden Körper vereinigt. Diese Pankreas-Milz besteht zum grössten Theile aus diesem Adenoidgewebe. Das Lymphoidorgan der Pförtnergegend bei den Dipnoi bildet ein von feinen Bindegewebsfasern durchzogenes Gerüst (Fig. 36, 39, 71), welches maschige Abtheilungen von ungleichmässiger Ausdehnung erzeugt, die von den oben beschriebenen characteristischen Lymphoidzellen angefüllt sind. Die Zellen geben

dem Organe eine strohgelbe oder oft auch eine orangegelbe Farbe. Wenn es frisch ist, so enthält es, wie alle anderen Gewebe seiner Art, zahlreiche Fettzellen und sphärische Körperchen aus einer fettartigen Substanz. (Die Aehnlichkeit der Gewebe dieses Körpers, mit denen der „Interrenalbodies“ von denen BALFOUR (1) p. 244 spricht und den „Nebennieren“, die LEYDIG (Rochen und Haie) und SEMPER (32) für mehrere Arten von Haien beschreibt, ist sehr auffallend; in ihrer Struktur sind sie identisch.) Diese Abtheilungen sind angeordnet in ovalen Lappen, von denen mehrere durch die stielähnlichen Verlängerungen einer Seite, zu grösseren Lappen verbunden sind (Fig. 38). Bei Lepidosiren sieht (Fig. 58) das Organ wie ein Dattelkern aus, bei Ceratodus ist es keulenförmig und in seiner dorso-ventralen Axe verdickt. Wie HYRTL bei Lepidosiren fand, was aber andere Forscher nicht bemerkt haben, hängt dieses Organ zusammen mit der schwarzen Substanz der Axe der Spiralklappe durch einen Lymphraum, der die V. portae umgibt. Die Zellen beider Theile haben durch diesen Raum freien Zutritt von der einen zur anderen Abtheilung, und der Raum ist fast immer mit solchen freien Zellen angefüllt. Die beiden Lymphoidorgane liegen in enger Berührung mit einander an diesem Vereinigungspunkte und es wäre nicht unmöglich, dass die Zellen unmittelbar (d. h. ohne den um die V. portae gelegenen Lymphraum zu durchsetzen) von einem zum andern gehen, da ihre Wände sehr zart sind und nur aus locker verbundenen Bindegewebsfasern bestehen, deren Membranen nicht dicker sind, als die Wände der cellulären Abtheilung selber. Der einzige Unterschied in der Struktur der beiden Theile liegt in der grossen Menge körniger, schwarzer Pigmentsubstanz, die sich im hinteren Theile zeigt. Wenn man die Blutgefässe von der Arteria oder der Vena aus injicirt, so tritt der grosse Gefässreichthum hervor. Die Gefässe, zumeist capillare, haben äusserst dünne Wände und in kurzen Intervallen varicöse Erweiterungen (Vascular Lacunae). EDINGER (10) beschreibt ein Organ, welches er bei den Selachii gefunden hat, möglicherweise einen Ueberrest des Vordertheiles eines Lymphoidkörpers, der dem der Dipnoi entsprach. Der Verfasser sagt a. a. O. p. 658:

„Bei den Selachiern liegt da, wo die Längsfalten des Schlundes anfangen, theilweise noch im Bereiche der letzten Knorpel des Visceralskeletes, eingebettet in das Bindegewebe der Mucosa und Submucosa ein eigenthümliches Organ. Es besteht aus einer sehr grossen Masse von kleinen, rundlichen, kernhaltigen Zellen,

ganz ähnlich den Zellen, welche in den Lymphdrüsen gefunden werden.

Die Zellen bestehen aus fein granulirtem Protoplasma, sind kleiner als die Blutkörperchen und lassen nur selten den Kern deutlich erkennen. In frischem Zustande konnte ich sie leider nicht untersuchen, und meine Angaben beziehen sich nur auf Alkoholpräparate. Deshalb unterlasse ich auch Maassangaben, die ja nur von zweifelhaftem Werthe sein könnten. Die Mucosa sendet Balken und Bälkchen zwischen sie, die sich darin so theilen und verweben, dass ein zierliches, feines Netz die Körperchen in seinen Maschen birgt.

Das Organ ist nach der Schleimhaut zu nicht immer scharf abgegrenzt, namentlich ist nichts von einer besonderen Hülle um dasselbe nachzuweisen. Es erstreckt sich fast bei allen Arten durch den ganzen Oesophagus und in einzelnen Ausläufern bis weit unter die Labdrüsen des Magens hinab."

Ich habe dieses Organ in frischem Zustande bei verschiedenen Arten der Selachii untersucht und habe bei Mustelus und Scyllium eine wesentliche Uebereinstimmung mit Edinger's Beschreibungen gefunden.

Ich kann hinzufügen, dass sich eine grosse Menge von Lymphoidzellen fanden, welche, in der Submucosa enthalten, in der inneren Wand des Magens Anschwellungen verursachten. In allen Fällen bemerkte ich die Zellenhaufen zwischen der Muskulatur und dem Epithel, bei frisch getödteten Thieren konnte ich die Elemente zwischen den Zellen des Darmepithels nicht entdecken. Es scheint sehr wahrscheinlich, dass dieser Körper der Thymus höherer Wirbelthiere entspricht, in welchem Falle dieser schwerlich von dem Epithel einer Kiemenspalte abgeleitet werden könnte, wie Kölliker und Dohrn vermuthen. Jede frühere Verbindung mit dem Darme durch einen Ausführgang muss sehr in Zweifel gezogen werden, denn er kann nicht als eine rückgebildete Drüse angesehen werden, die zur Kategorie der secernirenden Darmdrüsen gehört, sondern als ein ursprüngliches und persistirendes Lymphoidorgan, eng zusammenhängend mit dem Lymphsystem des Darmes. Leydig (20) (22) beschreibt ein ähnliches Organ als eine Glandula thyreoidea, Robin entdeckte ein verwandtes Gebilde und beschrieb es unter demselben Namen, Ecker jedoch hielt das Organ für das Homologon der Thymus. Owen (29) beschreibt ein solches Organ als ein „layer of grey parenchymatous tissue" und rechnete dasselbe zu den Lymphdrüsen. Diese Lymphoidorgane

sind nicht ausschliesslich auf dem Darm beschränkt, sie finden sich auch sehr häufig in Verbindung mit anderen Organen. Bei Ceratodus und Lepidosiren sind die nichtthätigen Eierstöcke und die Nieren zu jeder Zeit umgeben oder vielmehr eingebettet von einer Masse von Lymphoidgewebe. Brock (Morph. Jahrbuch IV 1878) beschreibt die männlichen Geschlechtsdrüsen einiger Teleostei, z. B. Serannus, als zusammengesetzt aus zwei histologisch verschiedenen Geweben; erstens dem reifen Samen liefernden Gewebe, zweitens einem Gewebe, das er für den unreifen Zustand des ersteren hielt. Er war nicht im Stande, eine scharfe Scheidelinie zwischen den beiden Geweben zu entdecken, obwohl die histologischen Elemente stets sehr leicht erkannt werden konnten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass wir in dem letzteren Gewebe dasselbe Gebilde vor uns haben, wie bei den Dipnoi.

Der vordere Abschnitt der Harnorgane der Fische, der gewöhnlich als ein Theil der Niere oder als ein besonderer Körper (Kopfniere, Headkidney) beschrieben ist, deren Struktur aber Balfour (3) zuerst [1]) entdeckt und für verschiedene Arten von Fischen beschrieben hat, besteht in allen Fällen aus Lymphoidgewebe mit einem wechselnden Fettreichthum innerhalb der Maschen des Bindegewebenetzes. (Dieses Fett wird durch Aufbewahrung in Alkohol gewöhnlich entfernt.) Die Körper, die als Anhangsgebilde der Urogenitalorgane der Amphibien und Reptilien betrachtet werden, die sog. Fettkörper, sind ihrem Wesen nach gleichfalls lymphoid. Aber die Entwickelung des Fettgewebes und die Ablagerung verschiedenartiger Fettsubstanzen innerhalb des Lymphoidgewebes haben in der inneren Struktur und dem äusseren Aussehen dieser Körper grosse Veränderungen hervorgebracht. Das vordere Nierenende der Dipnoi muss angesehen werden als morphologisch gleichwerthig mit der Kopfniere der Teleostei und vielleicht mit dem Fettkörper der Amphibien. Es giebt noch eine zweite Klasse sog. Fettkörper, die mit den Nieren nichts zu thun haben; man findet sie besonders bei den Reptilien; ihrem Ursprunge nach unterscheiden sie sich von den oben besprochenen Gebilden, in den histologischen Einzelheiten aber stimmen diese Körper genau überein in Barbus, Acerina, Rana, Chamäleon, Epicrium und andern Arten.

---

[1]) Stannius (34) bemerkte einen Unterschied in der Struktur zwischen den Vorder- und Hinterenden der Niere des Stöhrs, aber er kannte seine Bedeutung nicht.

Es zeigt sich ein stufenweiser Uebergang von den eigentlichen Lymphoidkörpern (Teleostei) zu den Fett enthaltenden (Amphibien) und endlich zu den fast gänzlich aus Fett bestehenden Körpern (Reptilien).

Dass die Funktion dieser Fettkörper der Amphibien und Reptilien ihrem Wesen nach einfach lymphatisch sei, ist nicht wahrscheinlich wegen der Variationen in der Fettmenge und in einigen Fällen auch wegen des Vorhandenseins von Krystallen mineralischer Salze. In dem Fettkörper des Frosches fand ich zur Frühjahrszeit in beträchtlichen Quantitäten kleine polygonale, bei durchscheinendem Lichte dunkelbraune oder schwarze Krystalle, über deren Zusammensetzung ich vor der Hand nichts Bestimmtes sagen kann. Diese Krystalle fanden sich niemals frei innerhalb der Gewebe, sondern waren stets in Zellen enthalten, erstens in den kleinen Lymphoidzellen, wenn sie im Körpergewebe vorkommen und zweitens in den Blutkörperchen, wenn sie sich im Blute fanden. Ihr Vorhandensein in beträchtlicher Zahl möchte für diese Fettkörper eine ausscheidende Funktion andeuten. Möglicherweise spielen sie eine wichtige Rolle bei der Excretion während des Winterschlafes dieser Thiere. Unter den Dipnoi ist das Fettelement des Adenoidgewebes um die Urogenitalorgane herum bei Ceratodus stärker entwickelt als bei Lepidosiren, doch scheint seine Menge grossen Variationen zu unterliegen, deren Ursachen bis jetzt unbekannt sind. Am stärksten ist es bei geschlechtlich unreifen Individuen, während oder vor der geschlechtlichen Reife verschwindet es fast gänzlich.

Freiburg i/Br. 10. Juli 1884.

Erklärung der Tafeln.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

a Anus.
ai Arteria intercostalis.
ao Aorta.
ar Arteria.
bg Bindegewebe.
bgk „ kapsel.
bgr „ gerüst.
bl Blutkörperchen.
bz Bindegewebezellen.
c Herzbeutel.
ca Conus arteriosus.
cg Magenhöhle.
cl Cloake.
cr Rectalhöhle.
cv Blasenhöhle.
dch Ductus choledochus.
e Epithel.
en Endothel.
g Magen.
gp Granulirtes Protoplasma.
gve Eikern.
H Leber.
h Hornsubstanz.
hd Hinterdarm.
Hg Harnausführungsgang.
k Malpighische Knäuel enthaltende Region der Niere.
Kn Knorpel.
L Lymphoidsubstanz.
l Lungen.
Ld Lymphdrüse.
Lk Lymphoidorgane der Spiralklappe.
lz Leberzellen.
M Lymphoidorgan der Magenregion.
m Mesenterium.
md Mitteldarm.
Mg Müllerscher Gang.
mu Mucosa.
ms Muskelschicht.
Mtr Müller'scher Trichter (Ostium Tubae).
N Niere.
n Kerne.
Nk Nierenkanälchen.
nl Nucleolus.
Nr Nephrostoma.
O Ovarium.
oe Oesophagus.
ovk Ei-Follikel.
ovm Ei-Membran.
P Lungen.
p Pericardium.
pa Porus abdominalis.
pe Peritoneum.
pg Pigmentzellen.
pl Hautpapillen.
pn Pigmentnetz.
py Pylorus.

S Schwarze Lymphoidsubstanz der Spiralklappe.
s Schlund.
sch Schwammgewebe.
sp Schleimpfropf.
ug Urogenitalgänge.
ugo „ Organe.
v venöse Cavität.
vca Untere Hohlvene.
vd Vorderdarm.
vf Gallenblase.
vp Vena portae (Pfortader).
vs Spiralklappe.
vu Harnblase.
x Linsenförmige Lymphoidkapsel.
z Oeffnung im Mesenterium.
zh Zellenmembran.
zt Zotten.

Tafel XVI.

Fig. 1. Der gesammte Situs viscerum von einem 13 cm. langen Exemplar von Lepidosiren paradoxa, var. annectens, von rechts gesehen. Nat. Grösse.

Fig. 2. Die Bauchansicht desselben. Schwach vergrössert.

Fig. 3. Die Magen- und Lebergegend desselben Exemplares, präparirt, um die Beziehung des Lymphoidorgans zum Vorder- und Mitteldarm zu zeigen. Von vorne und rechts gesehen. $\times \frac{1}{2}$.

Fig. 4. Dasselbe von hinten und links gesehen. $\times \frac{1}{3}$.

Fig. 5 bis 12. Eine Serie von Querschnitten durch die Viscera eines 15 cm. langen Exemplars von Lepidosiren paradoxa, var. annectens. In einigen Figuren ist die normale Lage der Urogenitalorgane und der Leber etwas abgeändert. Sämmtliche Figuren $\times$ 5.

Fig. 5. Schnitt durch das vordere Ende des Oesophagus.

Fig. 6. „ „ „ hintere Ende desselben.

Fig. 7. „ „ „ vordere Ende des Magens und Anfang des Lymphoidorgans.

Fig. 8. Unmittelbar oberhalb der Pylorusklappe. Der Schnitt geht durch das hintere Ende des Lymphoidorgans (*M*) und den Anfang der schwarzen Lymphoidmasse der Spiralklappe (*S*).

Fig. 9. Gerade unterhalb des Pylorus.

Fig. 10. Durch das vordere Ende der Spiralklappe.

Fig. 11. Durch den hinteren Theil derselben.

Fig. 12. Durch das Rectum und Harnblase.

Fig. 13. Das Pigmentuetz der Lymphoidsubstanz der Spiralklappe von Lepidosiren. *b*. Ein Hauptzweig des Netzes *h*. Ein Theil desselben durch Maceration in schwachem Alkohol in schwarze Körnchen zerfallen. $\times$ 440.

Fig. 14. Ein Theil derselben, die den Charakter und das Verhalten der Lymphoidzellen zu dem Netze zeigen. $\times$ 440.

Fig. 15, 16, 17 und 18. Stücke von einem Lepidosirendarm aus verschiedenen Regionen des Kanals, von innen gesehen. Sämmtliche Figuren schwach vergrössert.

Fig. 15. Oesophagus. *a.* Aus dem Magenende des Vorderdarmes.

Fig. 16. Aus dem Anfang der Spiralklappe.

Fig. 17. Aus dem untern Theil derselben.

Fig. 18. Aus dem Rectum.

Fig. 19. Die dorsale (hintere) Oberfläche der Niere von Lepidosiren, um die Verbreitung der Nierensubstanz zu zeigen. Die hellen Zwischenräume sind mittelst Anhäufung von Lymphzellen um die Blutbahnen verursacht. × 5.

Fig. 20. Ein Capillargefäss von der Innenfläche der Spiralklappe von Lepidosiren, um die diffusen Pigmentzellen zu zeigen. × 180.

Fig. 21. Zwei Muskelzellen der Mitteldarmwand von Lepidosiren. × 180.

Fig. 22. Querschnitt durch das Ovarium von Lepidosiren. Vier Eizellen sind in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung getroffen. × 180.

Fig. 23. Querschnitt durch die dorsale Wand des Rectums von Lepidosiren. × 50.

Tafel XVII.

Fig. 24. Ventralansicht des weiblichen Urogenitalapparates von Lepidosiren. Die Eierstöcke und Nieren sind auseinandergelegt. Natürliche Grösse.

Fig. 25. Senkrechter Längsschnitt durch einen Lymphoidfollikel aus dem Sinus caudalis von Acerina cernua. × 70.

Fig. 26. Aeussere Oeffnung des Porus abdominalis von Lepidosiren.

Fig. 27. Ova und Ovarien-Epithel aus Fig. 59. × 140.

Fig. 28. Querschnitt durch die Niere von Lepidosiren, um die oberflächliche Lymphoidschicht zu zeigen. 440.

Fig. 29. Die in der Darmwand von Ceratodus vorkommenden und von Günther als Verdauungs-Drüsen beschriebenen linsenförmigen Verdickungen. † Einer von den Parasiten in situ. * Das durch die Darmmucosa, eine freie Communication zwischen Parasitengrube und Darmlumen herstellende Loch. † Parasit. × 2.

Fig. 30. Das Ostium abdominale der Eileiter von Lepidosiren. × 4.

Fig. 31. Die Cloakalgegend, von Lepidosiren herauspräparirt, um die Einmündungsstellen der Geschlechts- und Harnausführungsgänge zu

zeigen. Die Gänge sind durchgeschnitten in der Nähe ihrer Cloaken-Enden. Natürliche Grösse.

Fig. 32. Zeigt das Rectum, die Blase und die Urogenitalausführgänge in ihrem Verhalten zur Cloake.

Fig. 33. Verticalschnitt durch dasselbe, um den Lauf der Harn- und Geschlechtsgänge in der Blasenwand zu zeigen.

Fig. 34. Ein Stück des Ovariums, das in Fig. 69 dargestellt ist. Es zeigt das Verhalten der Lymphoidsubstanz zu den Keimzellen.

Fig. 35. Grübchen auf der Oberfläche der Niere eines 15 cm. langen Exemplares von Lepidosiren (Nephrostomata?) $\times$ 140. *a* Oeffnung auf einer Wölbung der Oberfläche. *b* In der Nähe eines Blutgefässes.

Fig. 36. Verticalschnitt durch eine Lymphoidkapsel des Darmes von Lepidosiren. $\times$ 330.

Fig. 37. Ein Schnitt in der Richtung der Linie * Fig. 69, um das Verhalten des Lymphoidgewebes zu den Blutgefässen zu zeigen. $\times$ 240.

Fig. 38. Eine oberflächliche Ansicht des vorderen Endes des Lymphoidorgans, um den viellappigen Zustand des Lymphoidgewebes zu zeigen. $\times$ 10.

Fig. 39. Ein Stück des Bindegewebenetzes desselben mit eingelagerten Lymphzellen. $\times$ 440.

Fig. 40. Oberflächliche Ansicht der Zungenschleimhaut von Ceratodus. Natürliche Grösse.

Fig. 41. Fettzellen aus dem Ovarium von Ceratodus. $\times$ 90.

Fig. 42. Verticalschnitt durch die Mucosa des Unterkiefers von Lepidosiren. $\times$ 90.

Fig. 43. Becherzellen aus dem Epithel der Spiralklappe.

Fig. 44. Schematische Darstellung des Darmrohres von Ceratodus. Von rechts gesehen.

Fig. 45. Das gleiche von Lepidosiren paradoxa.

Fig. 46. Schleimhaut-Papillen von der Zunge des Ceratodus (entbehren ihr Epithel. $\times$ 45).

Fig. 47. Die Mucosa und das unterliegende drüsenartige Gewebe des Pharynx von Ceratodus, senkrecht durchgeschnitten. $\times$ 260.

Fig. 48. Ein Stück von einem Querschnitt der Eileiter von Ceratodus. $\times$ 45.

Fig. 49. Querschnitt durch die Niere von Perca fluviatilis, die corticale Lymphoidsubstanz zu zeigen. $\times$ 260.

Fig. 50. Querschnitt durch die Spiralklappe von Acipenser ruthenus, um das Lymphoidgewebe der Axe zu zeigen. $\times$ 90.

Fig. 51. Schnitt einer seichten Crypte aus den Appendices pyloricae von Acipenser ruthenus, senkrecht zu seiner Längsaxe. ⨯ 90.

Fig. 52. Schnitt durch die sogenannte Bauchspeicheldrüse von Acipenser ruthenus. Die Uebereinstimmung seiner Struktur mit der des Lymphoidgewebes ist leicht zu erkennen. ⨯ 40.

Fig. 53. Halbschematische Darstellung der Schleimhautkrypten des Mitteldarms von Acipenser ruthenus.

Fig. 54. Zwei Zellen aus dem becherförmigen Organe von Ceratodus.

Fig. 55. Leberzellen und Bindegewebsnetz aus der Leber von Ceratodus.

Tafel XVIII.

Fig. 56. Gefässe der Oberfläche des hinteren (grossen) Leberlappens von Lepidosiren nach Injection der Drüse durch die Vena cava inferior. Natürliche Grösse.

Fig. 57. Vordere Fläche eines Querschnittes durch das hintere Ende der rechten Niere und des Ovarium. ⨯ 70.

Fig. 58. Das Pförtnerende des Darmes von Lepidosiren, um den Zusammenhang der Vena cava inferior und die beiden Lymphoidorgane zu zeigen. Natürliche Grösse.

Fig. 59. Ventralansicht des vorderen Endes des linken Ovariums und des Müller'schen Ganges. ⨯ 5.

Fig. 60. Die paarige Lymphdrüse aus dem vorderen Ende des Sinus caudalis von Abramis brama. Natürliche Grösse.

Fig. 61. Querschnitt durch dieselbe, um die Kapsel-Strukturen zu zeigen. ⨯ 90.

Fig. 62. Ein Stück aus Fig. 61 bei stärkerer Vergrösserung. ⨯ 260.

Fig. 63 *a* und *b*. Vasculäre Sinuse aus der Marksubstanz des Follikels, der in Fig. 25 abgebildet ist. Man sieht die Lymphoidzellen, den Gefässwänden sich eng anschmiegend.

Fig. 64. Zellen aus den Blutgefässen von demselben Schnitt.

Fig. 65. Querschnitt (d. h. senkrecht zur Längsaxe der Zellen) durch das Epithel des Mitteldarms von Lepidosiren. ⨯ 356.

Fig. 66. Zwei Zellen aus demselben Schnitt. ⨯ 660.

Fig. 67. Querschnitt der Leber von Lepidosiren. ⨯ 350. *a* Leberzelle. *b* Bindegewebszelle.

Fig. 68. Querschnitt durch die Urogenitalorgane von Lepidosiren, um die die Niere umgebende Lymphoidschicht zu zeigen. ⨯ 5.

Fig. 69. Die Urogenitalorgane von einem 42 cm. langen Exemplare von Lepidosiren. Die Gefässverbindung zwischen Leber und Eier-

stock ist noch unberührt. Die Lymphoidkapseln der Kloakengegend sind nur auf der einen Seite dargestellt. Natürliche Grösse.

Fig. 70. Ein Querschnitt durch das Organ der Axe der Spiralklappe von Lepidosiren, die als Rete mirabile von Hyrtl beschrieben wurde. Der Schnitt zeigt das Verhalten der Gefässe zur Lymphoidkapsel. × 15.

Fig. 71. Ein Stück von einem Schnitt aus derselben Serie, um das Verhalten der linsenförmigen Lymphoidkapseln zur Mucosa zu zeigen. Der Schnitt ist von der Region * Fig. 70 entnommen. × 440.

Fig. 72. Ein Stück Epithel von derselben. × 330.

Fig. 73. Die hintere (dorsale) Oberfläche des vorderen Viertels der rechten Niere, von Ceratodus blosgelegt. Natürliche Grösse.

Fig. 74. Die vordere ventrale Oberfläche derselben. Der Harn- (Wolff'scher) Gang ist seiner Länge nach geöffnet, um die Mündungen der Harnröhre (segmental tubules) zu zeigen. In den beiden Figuren ist die verdickte, aus Lymphoidsubstanz und Bindegewebe bestehende Deckschicht gänzlich entfernt.

Fig. 75. Querschnitt eines Nierenlappens ↓* von Fig. 74, in der Richtung der Pfeile durchgeführt. Die Malpighi'schen Körperchen befinden sich auf der Rindenschicht (Cortex) der Niere, resp. der hinteren (dorsalen) Fläche beschränkt.

Fig. 76. Aus einem Querschnitt des Eierstockes von einem geschlechtsreifen Ceratodus. Die Figur stellt theilweise sowohl zwei reife Eier dar, als zwei noch in jungen Entwickelungsstadien begriffene. × 90.

Fig. 77. Sagittalschnitt durch die Hornlippe von Ceratodus. Die Hornschicht ist theilweise von der Epidermis aufgehoben, die Dermalpapillen bloszulegen. × 180.

Fig. 78. Schleimhautpapillen aus der Unterlippe von Ceratodus, (entbehren ihr Epithel.)

Fig. 79. Ein Stück der Axe aus der ersten Kammer der Spiralklappe von Ceratodus, das Verhalten der schwarzen Lymphoidsubstanz zu der Darmwand und den Blutgefässen (resp. Art. coeliaca. Vena portae). Natürliche Grösse.

Fig. 80. Ein Stück der Axe aus der fünften Kammer der Spiralklappe von Ceratodus. Es zeigt die schwarze Lymphoidsubstanz in der Nähe ihres vorderen Endes quer durchgeschnitten, ebenso die gelbe Substanz der Lymphoidorgane in der Pförtnergegend. Natürliche Grösse.

Fig. 81. Aus der Axe der neunten Kammer. Natürliche Grösse.

Fig. 82. Ein Stück der Längsfalte, die das Rectalende der

Spiralklappe bildet. Ceratodus. Die Oberfläche ist mit dunkelrothen Flecken gemalt, die durch in der Mucosa eingelagerte Pigmentkörperchen verursacht sind.

Fig. 83. Verticalschnitt durch die Pförtnerklappe von Ceratodus.

Fig. 84. Zungenpapille von Lepidosiren. Natürliche Grösse.

Fig. 85. Die Schleimhautfalte oder Gaumen von Lepidosiren. Natürliche Grösse.

Fig. 86. Pigmentkörperchen aus den dunkelrothen Flecken, die in der Rectalschleimhaut vorkommen. (Vergl. Fig. 82). $\times$ 260.

Fig. 87. Pigmentkörperchen aus der schwarzen Lymphoidsubstanz der Axe der Spiralklappe von Ceratodus.

Fig. 88 *a* und *b*. Zwei Sorten von Zellgewebe, die in dem hinteren Ende der Spiralklappe von Ceratodus vorkommen.

Die Entwicklungsgeschichte
der socialen Ascidien.

Von

Dr. Oswald Seeliger.

(Fortsetzung aus dem ersten Hefte dieses Bandes.)

Allgemeiner Theil.

Es sind in neuester Zeit von namhaften Forschern Beobachtungen über die Entwicklung von Tunikaten veröffentlicht worden, welche die Fundamente der Keimblättertheorie zu untergraben drohen. Zwar scheint es mir gewiss, dass eine gründliche und vorurtheilslose Durcharbeitung der Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Tunikatengruppen noch sehr viel durchaus Neues und Interessantes zu Tage fördern wird; nimmer aber kann ich glauben, dass eine an so vielen andern Thierformen begründete Theorie bei der Anwendung auf die Tunikaten vollständigen Schiffbruch erleiden könnte. Jene Untersuchungen beziehen sich vornehmlich auf freischwimmende Tunikaten. Die ganz eigenthümlichen Mittheilungen SALENSKY's über die Entwicklung der Salpen (Nr. 51) sind zur Genüge bekannt, und Niemand wird ohne Staunen vernommen haben, dass hier eine eigentliche Embryonalentwicklung überhaupt nicht vorkommt. Der Organismus soll sich nur zum kleinsten Theil aus der Eizelle und ihren Derivaten aufbauen, den Hauptbestandtheil dagegen der Follikel und die Wandung der Athemhöhle des Mutterthieres liefern.

Aber auch über Ascidien liegen Untersuchungen vor, in welchen die Möglichkeit, die Keimblätterlehre auf die Entwicklungsgeschichte anzuwenden, geleugnet wird (DÖNITZ Nr. 6). Ueber die Zuverlässigkeit dieser Arbeiten habe ich mich weiter oben bereits aussprechen müssen. Nichtsdestoweniger halte ich es nicht

für unzweckmässig, hier im Zusammenhange darzuthun, dass die Entwicklungsgeschichte der Ascidien, wie sie im ersten Theile dieser Abhandlung beschrieben wurde, mit den allgemeinen Ansichten über die Keimblätter und ihren Homologien nicht im Widerspruche steht, vielmehr dieselben durch ein neues Beispiel an den Tunikaten stützt.

Weiterhin drängte sich die Frage auf, in wie weit die durch das Studium der ontogenetischen Entwicklung gewonnenen Thatsachen hinreichen, um über die Beziehungen der Ascidien zu Amphioxus Klarheit zu erlangen und die Frage nach dem Mesoderm und der Leibeshöhle der Tunikaten, die durch HERTWIG's Coelomtheorie eine so eminente Bedeutung erlangt hat, zur Entscheidung zu bringen. Es lassen sich aber über die Verwandtschaftsbeziehungen der Tunikaten zu den andern Thierstämmen keine sicheren Ansichten fassen, wenn nicht zuvor über den Stammbaum innerhalb des Typus selbst eine bestimmte Auffassung gewonnen ist. Fast überall wird bei den Tunikaten die ausgebildete Form auf zwei ganz verschiedenen Entwicklungswegen erreicht; und wenn nun die Entwicklungsgeschichte in der einen oder andern Frage entscheiden soll, wird es zunächst festzustellen sein, ob die Embryonalentwicklung oder die Knospung massgebend sein soll. So schien es mir denn angezeigt zu sein, Einiges über die beiden Entwicklungsweisen im Zusammenhange vorauszuschicken. Somit zerfällt der nachfolgende Theil meiner Abhandlung in vier Abschnitte, in deren erstem Knospen- und Embryonalentwicklung verglichen wird, im zweiten die Keimblätterfrage zur Sprache kommt. Im dritten und vierten Theil wird die Verwandtschaft der Tunikatengruppen unter einander und zu den anderen Typen im Thierreiche behandelt.

Ich habe bei den Erörterungen im ersten Kapitel auf das Herbeiziehen vergleichend-anatomischer Gesichtspunkte ganz verzichtet und mehr die physiologische Seite des Generationswechsels und die Art und Weise der Bildung und des Auftretens der Knospen in den Vordergrund treten lassen. Die vergleichend-anatomischen Befunde werden dagegen vorwiegend im dritten Abschnitte dieser Untersuchung massgebend sein, während eine Vergleichung der embryologischen Thatsachen zu den Schlussfolgerungen im zweiten Theile führen wird. Manches, was durch die Erörterungen in einem früheren Abschnitte noch nicht genügend bewiesen erscheinen könnte, wird in einem nachfolgenden Kapitel — so hoffe

ich — durch die Betrachtung von einer anderen Seite aus wahrscheinlicher und natürlicher gemacht werden. —

I. Embryonalentwicklung und Knospung.

Früher bereits habe ich den Versuch unternommen, zwischen der Organbildung in der Knospen- und Embryonalentwicklung nach Möglichkeit Uebereinstimmung zu erweisen, habe aber im Laufe dieser Untersuchung einsehen müssen, dass die Differenzen bedeutender sind, als ich anfänglich meinte. Es betrifft dies die Entstehung des Peribranchialraumes, der bei den Knospen aus einer entodermalen, bei den Embryonen aus paarigen ektodermalen Aus- oder Einstülpungen hervorgeht.

In der ungeschlechtlichen Entwicklung hat das Ektoderm beim Aufbau des Körpers überhaupt eine sehr untergeordnete Bedeutung und erschöpft seine Thätigkeit mit der Bildung des äusseren Cellulosemantels. Es scheint das Ektoderm des knospenden Thieres den embryonalen Charakter so vollständig verloren zu haben, dass es nicht mehr die Fähigkeit besitzt, zu anders funktionirenden Geweben sich umzubilden, sondern lediglich cellulosesecernirend bleibt. Das Nervenrohr und die sich in ihm entwickelnden Gebilde des Embryo fehlen denn auch den Knospen. Der Entodermsack der Knospenanlage, der vielleicht von dem am Ende des Endostyls hervorwachsenden Entodermzapfen des Embryo abzuleiten ist (Fig. 42, 45, 56), der dem Herzen die Entstehung giebt und mir späterhin nicht mehr verfolgbar war, liefert den gesammten Darmtraktus der Knospe mit dessen Anhängen. Es sind das die Gebilde, welche in der Embryonalentwicklung — wie aus dem Schema auf p. 94 ersichtlich ist — aus dem Theile des Darmentoblastes ihren Ursprung nehmen, welcher nach Lostrennung des Schwanzentoderms im vorderen Leibesabschnitte zurückgeblieben ist; ausserdem entstehen aus dem Entoderm der Knospe die Wände des Peribranchialraumes. Alle diejenigen Gebilde, welche während des Larvenlebens auftreten, um wieder rückgebildet zu werden, fehlen den Knospen vollständig, und es ist die ungeschlechtliche Entwicklung eine bedeutend kürzere.

Wir haben im beschreibenden Theile gesehen, dass die nur provisorischen Organe des Embryo schliesslich in der verschiedensten Weise in ihre zelligen Elemente sich auflösen und in der primären Leibeshöhle als freie Mesodermzellen mannigfache Bedeutung erlangen und dass Hypophysisdrüse und Ganglion sich

theilweise aus ihnen aufbauen. Zwischen den Ektoderm- und Entodermschlauch der jungen Knospen schieben sich nun bedeutende Mengen solcher Mesodermzellen ein, die hier direkt wieder die nämlichen Organe zu bilden im Stande sind, die im Embryo aus ihnen selbst oder ihren Muttergeweben sich aufgebaut haben. Der wunde Punkt für das rein morphologische Verständniss des ganzen Entwicklungscyklus bleibt aber der Peribranchialraum, der hier ektodermalen, dort entodermalen Ursprungs ist.

Wollte man nun versuchen, durch Vergleichung mit den Salpen dafür ein Verständniss zu gewinnen, so wird man bald zur Ueberzeugung gelangen müssen, dass die Angaben über dieselben unzureichend und allzu widersprechend sind. In den ersten Arbeiten (Nr. 48 u. 49) entwickelte SALENSKY die Kontinuität des Bildungsmateriales der aufeinanderfolgenden Generationen in folgender Weise: Aus dem Ektoderm des Embryo bilden sich Elaeoblast und Mesoderm; letzteres liefert Muskel und Herz der solitären Form. Aus dem Perikardium derselben entsteht weiterhin Mesoderm und Elaeoblast der Kettenform. Der dem Ektoderm entstammende Elaeoblast der Solitärform bildet aber in der geschlechtlichen, aggregirten Salpe den Entoblast. Die Entwickelung der Hoden steht in keinem Verhältniss zum Elaeoblast und Ovarium (Nr. 50 p. 282). SALENSKY's neuere Untersuchungen gar (Nr. 51) wissen von einer Kontinuität der Keimblätter durch die aufeinanderfolgenden Generationen Nichts und lösen dieselbe in ein buntes Durcheinander auf, mit dem Nichts anzufangen ist.

Uebrigens finden sich auch in anderen Thiergruppen Beispiele dafür, dass die Gewebe und Körperschichten der Knospe sich nicht aus den entsprechenden Theilen des Mutterthieres bilden. Ich muss hierbei auf die eigenthümlichen Beobachtungen NITSCHE's [1]) hinweisen, welcher bei phylactolaemen Süsswasserbryozoen und bei Loxosoma (l. c. V. Abschnitt „Ueber die Knospung der Bryozoen") die gesammte Knospenanlage aus nur wenigen Zellen der ektodermalen Hautbekleidung des Mutterthieres hervorgehen lässt, so dass man an eine Entwicklung durch Keimsporen erinnert wird, der lange Zeit eine wichtige theoretische Bedeutung beigemessen wurde, bis neuere Untersuchungen ihr Vorhandensein in fast allen Thierklassen in Abrede stellten. Freilich hat im Gegensatze zu NITSCHE

[1]) H. NITSCHE, „Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen" Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869, 71, 75.

Hatschek (Nr. 21) in einer höchst eleganten Untersuchung über Pedicellina Resultate erhalten, welche an eine Kontinuität der verschiedenen Keimblätter durch die aufeinanderfolgenden Generationen festzuhalten erlauben. Und wenn nun Nitsche die Keimblätterlehre durch seine Beobachtungen erschüttert glaubt, so dürfte demgegenüber vielleicht das Verlangen nach einer neuen und vorurtheilsfreien Prüfung der Knospenvorgänge bei diesen Bryozoen auch einige Berechtigung haben.

Es soll nun hier nicht nochmals erörtert werden, wie wenig die Knospenentwicklung auf die morphologische Beschaffenheit der Stammform der Tunikaten zu schliessen erlaubt, und wie gerade die Entwicklungsweise der Organe in den Knospen leicht dazu führen kann und in der That auch dazu geführt hat, Entwicklungsvorgänge bei den Ascidien vollständig irrig aufzufassen und Homologien aufzustellen, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Die Entwicklungsvorgänge in der Knospe dürfen nicht ohne Weiteres bei der Untersuchung der phylogenetischen Entwicklung verwerthet werden, wenn sie nicht zuvor mit den entsprechenden Embryonalbildungen vergleichend geprüft worden sind. Denn wie ich dies früher bereits nachzuweisen versucht habe, ist die Vermehrung durch Knospung erst spät im Ascidienstamm aufgetreten, nachdem das geschwänzte, Larven ähnliche Stadium bereits überschritten war, und es lassen sich daher die älteren phylogenetischen Prozesse in ihr nicht wiederfinden. So kommt es, dass die Knospenentwicklung mit Umbildungen anhebt, die in der Stammesentwicklung erst verhältnissmässig spät aufgetreten waren (vgl. Nr. 52 p. 44 u. fg.).

Wenn nun auch die rein morphologische Prüfung der ungeschlechtlichen Entwicklung allein zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Tunikatenstammes nicht viel beitragen kann, so lässt sich doch Manches gewinnen, wenn man das physiologische Moment des Generationswechsels in den Vordergrund treten lässt. So hat Grobben (Nr. 15) vorzüglich von diesem Gesichtspunkte aus, die freischwimmenden Salpen von den festsitzenden, zusammengesetzten Ascidien abgeleitet, und man findet in seiner Abhandlung eine übersichtliche Zusammenstellung der Entwicklungscyklen der verschiedenen Tunikatengruppen und wie dieselben auseinander abzuleiten seien.

Wir sind zwar über die Bedingungen, unter welchen die ungeschlechtliche Vermehrung oder Knospenbildung am Thierkörper auftreten kann und über das Wesen derselben noch nicht genügend aufgeklärt, aber es scheint mir denn doch zweifelhaft zu sein, ob hier

bei den Tunikaten überall die Knospung auf eine gemeinsame, festsitzende Stammform mit Sicherheit zu schliessen erlaubt, welche die Vermehrung durch Knospung erworben und diese Fähigkeit auf die später sich entwickelnden freischwimmenden Formen vererbt hätte.

Wenn man dabei auf das Verhältniss der Medusen und Siphonophoren zu den Hydroidpolypen hinweist, so übersieht man, dass im Tunikatenstamme gerade dasjenige Moment fehlt, welches bei den Coelenteraten zur Ansicht ihrer phylogenetischen Ableitung von Polypenformen geführt hat: das ist der Generationswechsel zwischen diesen beiden Coelenteratenformen, während die festsitzenden kompositen Ascidien niemals eine Salpen ähnliche Generation entwickeln. Und umgekehrt weist auch da, wo ein bedeutender Dimorphismus der beiden Generationen bei den Salpen sich entwickelt, keine derselben auf festsitzende Ascidien zurück.

Man wende nicht etwa ein, dass wir in den Pyrosomen Tunikaten kennen, welche in Bezug auf ihre morphologische Beschaffenheit gewissermassen eine Uebergangsgruppe zwischen Ascidien und Salpen bilden, die, obwohl freischwimmend, doch viele wichtige Merkmale mit den festsitzenden Ascidien gemein haben. Mit diesem Einwand wird aber der Punkt, um welchen es sich hier handelt, verrückt. Denn zunächst war ja nur die rein physiologische Seite des Generationswechsels das Massgebende, was dazu bestimmte, freischwimmende Stockformen von festsitzenden abzuleiten, weil das Auftreten von Knospen, ein solches Plus von Lebensenergie — wenn ich so sagen darf — an festsitzenden Formen, bei welchen die durch eine freischwimmende Bewegung geleistete Arbeit entfällt, leichter begreiflich ist. Nun kann man aber auch die Pyrosomen nicht mehr als eine Uebergangsgruppe anführen, denn ihr Entwicklungscyklus ist so ganz eigenthümlicher Art, hebt mit partieller Furchung an, zeigt die sonderbare Bildung der zweiten Generation, der Ascidiozooide, aus dem Cyathozooid bei dessen gleichzeitiger Rückbildung, dass man wohl kaum den Generationswechsel der Salpen als durch ein solches Stadium hindurchgegangen wird auffassen können. Und auch in Bezug auf das rein Morphologische wird es sich später noch zeigen, dass es gar nicht nothwendig ist, die Pyrosomaform aus einer festsitzenden Synascidien ähnlichen herzuleiten.

Ich will nun nicht noch erörtern, dass jene Auffassung schon deshalb weniger einleuchtend ist, weil sie einen etwas seltsamen Vorgang voraussetzt, dass nemlich die freischwimmende Tunikatenstammform sich festgesetzt, zur Ascidienform umgebildet und

Knospen zur Entwicklung gebracht hätte, und dass die phylogenetische, festgesetzte Form neuerdings eine freischwimmende erzeugt habe, welche weiterhin die Salpen hervorbrachte.

Trotzdem würde ich mich nun nicht im Geringsten sträuben, diese Ansicht zu adoptiren, wenn wir eine wirkliche Uebergangsform fänden. Aber die Lücke scheint mir jetzt doch so bedenklich gross, dass man sich vergeblich nach den Ursachen umsieht, welche die theoretisch geforderten Zwischenformen zwischen den festsitzenden und freischwimmenden Formen haben verschwinden lassen. Vollauf aber müsste die Abstammung der Salpen von festsitzenden Ascidien anerkannt werden, wenn man eine Form entdeckte, die als Ascidie an Stolonen, in ähnlicher Weise etwa wie Perophora, Knospen entwickelte, welche zu freischwimmenden, Salpen ähnlichen Formen würden und Geschlechtsorgane besässen. Dann liessen sich die an Coelenteraten gewonnenen Ergebnisse ohne Weiteres auf die Tunikaten übertragen.

Vorläufig aber glaube ich, auf den rein morphologischen Standpunkt mich stellend, von welchem aus ich den Salpenkörper nicht als eine direkte Weiterbildung des Ascidienorganismus auffassen kann, dass der Zusammenhang zwischen den beiden Tunikatengruppen etwas tiefer zurückverfolgt werden muss, und dass sie beide von einer Stammform herzuleiten sind, welche noch freischwimmend war. Doch sollen diese Verhältnisse weiter unten erörtert werden.

Es ist einleuchtend, dass nach der eben erwähnten Auffassung entweder die freischwimmende Stammform der Ascidien und Salpen bereits die Fähigkeit, Knospen zu entwickeln, gehabt haben muss, oder dass diese in beiden Gruppen selbständig erworben wurde. Die anscheinende Schwierigkeit dieser Annahmen, hat zur oben besprochenen Ansicht der Abstammung der Salpengruppe von festsitzenden Ascidien geführt, weil man sich eben sträubte, das Auftreten von Knospen an freischwimmenden Formen anzunehmen. Es lässt sich allerdings nicht leugnen, dass derartige Beispiele zwar nur spärlich im Thierreiche vorhanden aber z. B. unter den Würmern zu finden sind. Wenn man die Knospenbildung bei freischwimmenden Coelenteraten als eine durch Vererbung von den festsitzenden polypenähnlichen Stammformen überkommene betrachtet, so entfällt bei den Würmern jedenfalls eine solche Erklärung; und auch bei gewissen Medusen scheint mir übrigens die Knospung ganz selbständig erworben zu sein, so dass sie sich phylogenetisch nicht auf die Knospungsfähigkeit der Polypenform zurückführen

lässt. Aber selbst wenn wir sonst nirgend im Thierreiche ein Beispiel dafür fänden, dass Knospung an freischwimmenden Formen selbständig auftritt, könnte dies dennoch kein Beweis dafür sein, dass es nicht gerade bei den Tunikaten der Fall ist.

Ich glaube nun nicht, dass die freischwimmende, allen Tunikatengruppen gemeinsame Stammform bereits durch Knospen sich vermehrt hätte. Wenn wir nemlich das Vorkommen der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den verschiedenen Tunikatenspecies prüfen, so finden wir, dass dieselbe gerade den Formen fehlt, welche zweifelsohne auf ursprünglichere Verhältnisse hinweisen und der Stammform näher stehen: den Appendicularien. Sodann tritt die Knospung im Allgemeinen in der ontogenetischen Entwicklung erst spät auf, wenn die typische Ascidienform bereits erreicht ist; an der freischwimmenden Larve aber (vgl. Ganin Nr. 10) nur ausnahmsweise. Als wesentlich betheiligen sich an der Bildung der Knospe die freien Mesodermzellen, Theile des Mutterthieres also, welche zum Theil erst nach der Rückbildung eines wichtigen Körpertheiles der freien Larve disponibel wurden. Kurz, die Knospung scheint bei den Ascidien erst nach der Festsetzung aufgetreten zu sein und fehlt denn auch dem Stamm der solitären Formen. Diese erreichen eine bedeutende Grösse, während die zusammengesetzten Ascidien klein bleiben, dagegen ihre Lebensenergie in einer reichlichen Bildung von Knospen beurkunden.

Damit ist eigentlich schon der Beweis erbracht, dass in der Salpengruppe die Entwicklung durch Knospen einen selbständigen Ursprung genommen, allerdings nur unter der Voraussetzung, dass die beiden Tunikatenabtheilungen als selbständig weitergebildete Zweige von einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform und nicht etwa die Salpen als umgebildete Ascidien aufzufassen sind. Da ich aber diese oben bereits erwähnte Voraussetzung noch nicht genügend begründet habe, will ich hier noch versuchen, aus der Art und Weise der Knospenentwicklung selbst ihren verschiedenen Ursprung wahrscheinlich zu machen.

Ich muss daher zunächst mit einigen Worten auf die Mannigfaltigkeit hindeuten, die in der Knospenbildung der Ascidien herrscht, um dieselbe mit der Stolonenbildung bei Salpen vergleichen zu können.

Giard (Nr. 14 p. 565 u. fg.) unterscheidet bei den Ascidien vier Arten von Knospung, die er mit bourgeonnement stolonial (bei Clavelina lepadiformis, Perophora), bourg. palléal (Botrylliden), bourg. ovarien (Amaroecium) und bourg. pylorique (Didem-

nium) bezeichnet. Salensky unterzieht im allgemeinen Theil seiner Arbeit über die Salpenknospung (Nr. 49) die ungeschlechtliche Entwicklung der Ascidien und Salpen einer eingehenden Vergleichung. Die Knospen bei den Ascidien bringt er vorzüglich nach dem Verhalten der Geschlechtsstoffe in zwei Gruppen: in eine solche, welche auf die Salpen hinweist (Didemnium und Pyrosoma) und eine zweite, bei welcher zwischen den Ausstülpungen der beiden Keimblätter Blutkörperchen (Perophora) oder Muskeln und Bindegewebe (Amaroecium) liegen.

So weit ich nun sehe, lassen sich die verschiedenen Arten der Knospenentwicklung bei den Ascidien in folgende Gruppen bringen:

Erstlich die seltsame Knospenbildung der Didemniumlarven. Dieselbe dürfte am wahrscheinlichsten als in ein früheres Entwicklungsstadium zurück verlegt anzusehen und von einem ähnlichen Modus der Knospenbildung abzuleiten sein, wie er von Kowalevsky (Nr. 36) für Didemnium styliferum beschrieben wurde. Bei diesem ist der Zusammenhang der jungen Knospe mit dem Mutterthiere noch nicht erkannt worden, und Kowalevsky fand die jüngsten Gebilde bereits vollständig isolirt im gemeinsamen Cellulosemantel. Nach den Verhältnissen der übrigen Salpen zu schliessen, dürften auch hier die Knospen an der ventralen Körperwand des Mutterthieres hinter dem Endostylende ihren Ursprung nehmen und sich dann frühzeitig loslösen. Die junge Knospe enthält bereits die Anlage des Eierstockes, der aber stets nur Ein Ei zur Ausbildung bringt.

Eine zweite Art von Knospung, die von Giard als palléal bezeichnet wurde, findet sich bei den Botrylliden und ist zuerst von Krohn (Nr. 37 u. 38) und Metschnikoff eingehend beschrieben worden. Die Knospen entstehen dicht hinter dem Endostyl, mehr oder weniger seitlich, stets aber an der ventralen Seite des Mutterthieres. Die erste Anlage ist eine zweischichtige Blase, deren äussere Wand eine Fortsetzung des ektodermalen Hautepithels ist, deren innere vom Kiemendarme ausgeht. Zwischen beiden Zellschichten liegt die primäre, von freien Mesodermzellen erfüllte Leibeshöhle. — Der Entwicklungscyklus scheint bei einigen Formen ziemlich komplizirt zu sein, indem die erste Knospe sich nur ungeschlechtlich vermehrt und abstirbt, bevor sie die Geschlechtsreife erlangt hat. Nach Krohn's Beobachtungen folgen mehrere solcher ungeschlechtlicher Generationen aufeinander, und erst in der vierten entwickeln sich Hoden und Eier. Dass übrigens das Auftreten mehrerer ungeschlechtlicher Generationen auf eigenthüm-

liche Anpassungsverhältnisse der Botrylliden selbst zurückzuführen sei, wird wohl zugegeben werden müssen.

Diese Art Knospen unterscheidet sich von der des Didemnium nur dadurch, dass sie längere Zeit mit dem Mutterthiere verbunden bleibt und dass in ihr die Geschlechtsorgane in der ersten Anlage noch nicht als solche zu erkennen sind, sondern sich erst später aus den Mesodermzellen entwickeln. Da die aus dem Ei entstandene solitäre Form ursprünglich jedenfalls selbst wieder Geschlechtsprodukte entwickelt haben muss, eine Fähigkeit, welche erst nach dem Auftreten von Knospen auf diese übergegangen ist, so scheint das frühzeitige Vorhandensein von Geschlechtszellen in den jüngsten Knospenanlagen auf ein primäres Verhältniss hinzudeuten. Die Geschlechtszellen der Knospe können eigentlich als zum Mutterthiere gehörend betrachtet werden, von welchem aus sie in die Knospen eingewandert sind. Diese haben also gleichsam nur als Brutkapseln zu funktioniren, so dass von diesem Gesichtspunkte aus der Ausdruck „Amme" für die Stockform gerechtfertigter wäre als für die Solitärthiere. Auf der anderen Seite aber scheint es mir mehr auf die ursprünglicheren Verhältnisse hinzuweisen, wenn die junge, sich entwickelnde Knospe, wie bei vielen Botrylliden, lange Zeit mit dem solitären Mutterthiere im Zusammenhange bleibt und von diesem aus ernährt wird.

Wie dem auch sei, so glaube ich doch, dass die Aehnlichkeiten zwischen diesen beiden Arten der Knospenbildung bei den zusammengesetzten Ascidien so bedeutend sind, dass ihre Zusammengehörigkeit ohne Weiteres wird zugegeben werden müssen. Dass bei den Botrylliden in der vierten Knospengeneration die Geschlechtsorgane auftreten können, obwohl sie den vorhergehenden gefehlt haben, wird verständlich, wenn man bedenkt, dass durch alle Generationen hindurch die Kontinuität der Mesodermzellen direkt zu verfolgen ist und dass diese es sind, welche die Fortpflanzungszellen erzeugen und jedenfalls auch in der phylogenetischen, solitären Form erzeugt haben.

Eine andere Art von Knospenbildung wurde von Kowalevsky bei Amaroecium beschrieben (Nr. 36). Das ganze Abdomen, das zwischen Kiemendarm und Herz gelegen ist, zerfällt in eine mehr oder minder grosse Zahl von Theilstücken, die zu neuen Individuen werden, während das Herz des Mutterthieres neu gebildet werden soll. Es erinnert diese Art von Knospenbildung in gewisser Weise an die ausserordentliche Regenerationsfähigkeit vieler Coelenteraten, Echinodermen und Wür-

mer, bei welchen einzelne Theilstücke des Individuums zu einem vollständigen Thiere wiederum sich ausbilden können. Der wesentliche Unterschied von den anderen Knospungsarten der Tunikaten liegt eben darin, daſs hier nicht erst von verschiedenen Organen des Mutterthieres neue, ausschliesslich zur Bildung der Knospen bestimmte Ausstülpungen sich bilden, welche nicht nothwendige Theile des Mutterkörpers sind, sondern dass die Knospen des Amaroecium direkt aus einem Abschnitt des mütterlichen Körpers entstehen, der für die Existenz des Individuums nothwendig ist. Doch scheinen bei nahe verwandten Formen des Amaroecium proliferum Knospenbildungen vorzukommen, welche unmittelbar zu den vorhin erwähnten hinüberführen, so dass man auch für diese Art der Knospenbildung keinen selbständigen Ursprung anzunehmen wird nöthig haben.

Eine vierte Art der Knospenbildung endlich ist die von Giard als stolonial bezeichnete, die sich bei Clavelina lepadiformis findet und von Kowalevsky (Nr. 35) für Perophora beschrieben wurde. Im Gegensatze zu den oben erwähnten Bildungsweisen entstehen hier die jungen Knospen nicht direkt am Mutterthiere, sondern an den Stolonen, den weitverzweigten Ausläufern, mittelst derer das Thier festsitzt. Ein durchgreifender, wesentlicher Unterschied wird wohl darin nicht gefunden werden können und zwar umsoweniger, als die junge Knospenanlage selbst und die ganze Art und Weise der Entwicklung zur ausgebildeten Form vollständig den vorhin erwähnten Arten der Knospung ähnlich ist.

Es ist durchaus nicht meine Absicht, die Vergleichung bis in's Detail durchzuführen. Das aber muss festgehalten werden, dass überall bei den Ascidienknospen die Anlage eine zweischichtige Blase ist; zwischen den beiden Schichten schwimmen in der primären Leibeshöhle die Mesodermzellen, unter welchen oft schon die Geschlechtszellen als solche erkennbar sind. Die Art nun, wie durch die Faltenbildungen und Ausstülpungen des inneren Blattes vornehmlich die ausgebildete Form zu Stande kommt, ist überall eine so ausserordentlich ähnliche, zum Theil vollständig gleiche, dass daraus schon ohne Weiteres auf eine gemeinsame Herkunft der Ascidienknospung wird geschlossen werden können. Und gerade das eine, mit der Homologie der Keimblätter so schwer vereinbare Moment, dass im Gegensatze zur Embryonalentwicklung bei der Knospenentwicklung überall der Peribranchialraum aus entodermalen Ausstülpungen entsteht, spricht deutlich dafür.

Wenn ich mich nun darüber auslassen wollte, welche Art der

Knospenbildung bei den Ascidien als die phylogenetisch älteste zu betrachten und wie wohl aus dieser die anderen zur Entwicklung gelangt seien, würden wir uns in einem Labyrinth von Muthmassungen verlieren, weil unsere Kenntniss der Knospenentwicklung gegenwärtig noch allzu lückenhaft ist. —

Bei Pyrosoma stellt sich bekanntlich nach HUXLEY's und KOWALEVSKY's Untersuchungen der Entwicklungscyklus in folgender Weise dar. An der durch partielle Furchung entstandenen Keimscheibe sind zwei Theile zu unterscheiden: der vordere, Ascidien ähnliche, das Cyathozooid, und der hintere, der stets im weiteren Verlaufe der Entwicklung in die vier Ascidiozooide zerfällt. Diese werden unter gleichzeitiger Rückbildung des Cyathozooids und des Nahrungsdotters des Eies zu den vier ersten Individuen des Stockes, die gleichzeitig Geschlechtsorgane und Knospen zur Entwicklung bringen. Diesen letzteren kommt ebenfalls wieder die Fähigkeit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung zu. Von SALENSKY wurde diese Knospung der Pyrosomen, wie ich oben bereits bemerkt habe, wegen des frühzeitigen Auftretens der Geschlechtszellen mit Didemnium verglichen. Offenbar besteht diese äussere Aehnlichkeit nur mit der zweiten Art der Knospenbildung bei Pyrosomen, durch welche sich die Ascidiozooide und die folgenden Knospengenerationen ungeschlechtlich vermehren. Ich kann dieser Aehnlichkeit aber keine tiefere Bedeutung beimessen, die hinreichen würde, auf eine genetische Zusammengehörigkeit schliessen zu lassen.

Wenn man nun für die Knospung der Ascidiozooide am Cyathozooid nach einem analogen Entwicklungsvorgang unter den Synascidien suchen will, wird man davon auszugehen haben, dass die Bildung der Ascidiozooide mit der Knospung der noch solitären Form, die aus der pelagischen Larve sich entwickelt hat, in Parallele wird gestellt werden müssen. Und da haben wir unstreitig den wesentlichen Unterschied, dass bei den Pyrosomen Verhältnisse anzutreffen sind, die man bei den zusammengesetzten Ascidien lange Zeit bestehend glaubte, die aber durch die gründlicheren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von KROHN und METSCHNIKOFF als nicht vorhanden erwiesen wurden: der Zerfall des aus der Eizelle stammenden embryonalen Materiales zur Bildung von fünf Individuen, des Cyathozooids und der Ascidiozooide. Diesem Unterschiede gegenüber scheint mir die Hindeutung darauf, dass die Knospenanlage bei Didemnium styliferum in der Bildung der Sexualzellen Aehnlichkeiten mit den Knospen der zweiten und

folgenden Pyrosomengenerationen besitzt, von untergeordneter Wichtigkeit zu sein. Stets sind nemlich, wie bereits erwähnt, in allen Ascidienknospen aus dem Mutterthiere stammende Mesodermzellen zu finden, aus welchen sich bald früher, bald später in der Knospe ebenso die Geschlechtsprodukte entwickeln, wie gegenwärtig bei den Solitärascidien und ehemals in der phylogenetischen Reihe bei der noch solitären Stammform.

Nach diesen Erwägungen scheint es mir noch am besten zu sein, wenn man die Knospung der Ascidiozooide am Cyathozooid mit der Bildung der Knospen an dem solitären Amaroecium proliferum zu vergleichen sucht. Denn auch hier ist das Wesentlichste das, dass das Abdomen der eben festgesetzten Solitärform — ein Theil des Ascidienkörpers selbst also, der ebenfalls aus dem Eimaterial direkt sich aufgebaut hat — in 3 bis 18 Theilstücke zerfällt, die sich zu neuen Ascidien ausbilden. Während aber bei den Pyrosomen das Cyathozooid rückgebildet wird, erlangt das Mutterthier von Amaroecium nach einer Neubildung des Herzens seine frühere Lebensfähigkeit wieder. Als ein weiterer wichtiger Unterschied wird hervorzuheben sein, dass die erste Generation der Pyrosomen, das Cyathozooid, niemals die fertige Tunikatenform erreicht, sondern rückgebildet wird, wenn es noch auf einer embryonalen Bildungsstufe steht. — Ob nun weiterhin aber bei Amaroecium die aus der Solitärform durch Knospung entstandenen Individuen ausser der Fortpflanzung durch befruchtete Eier noch in ähnlicher Weise eine dritte Generation erzeugen wie sie selbst entstanden sind, oder ob dann eine neue Form von Knospung auftritt, die nach Art der späteren Pyrosomengenerationen frühzeitig Geschlechtsprodukte besitzt, ist mit Sicherheit nicht festgestellt; doch dürfte das Erstere das Wahrscheinlichere sein, weil von einer zweiten Knospenform bis jetzt nichts bekannt geworden ist.

Ich bin nun weit entfernt behaupten zu wollen, dass die Knospung von Amaroecium zu der von Pyrosoma in einer genetischen Beziehung stünde und dass beide Arten aus einer Knospen entwickelnden Stammform phylogenetisch abzuleiten seien. So wie bei der Besprechung der verschiedenen Bildungsweisen der Knospen bei den zusammengesetzten Ascidien die vollkommen gleiche Organbildung in denselben für mich bestimmend war, ihre phyletische Ableitung aus Einer Urform für sehr wahrscheinlich zu halten, wird bei den Pyrosomen die eigenthümliche Organentwicklung in den Knospen auf eine von den Ascidienknospen verschiedene

Entstehung der ungeschlechtlichen Vermehrung hindeuten. Vor allem ist es da die Entstehung des Peribranchialraumes bei den Ascidiozooiden aus zwei paarigen Ektodermeinstülpungen, während bei den Ascidienknospen überall Entodermfalten den Perithorakalraum bilden. In dieser Beziehung gleichen die ersten Pyrosomaknospen den Embryonen der Ascidien, und wenn wir uns der eigenthümlichen Entwicklungsweise der Knospen durch Theilung der Keimscheibe erinnern, wird die Vermuthung eines verschiedenen Ursprunges der Knospenbildung bei Ascidien und Pyrosomen sich nicht von der Hand weisen lassen.

Wie bereits erwähnt, ist es am wahrscheinlichsten, dass bei den Ascidien die Knospung phyletisch auftrat, nachdem die freischwimmende Larve sich bereits festgesetzt hatte. Der Degenerationsprozess des verhältnissmässig mächtigen Ruderschwanzes machte eine bedeutende Masse von Nähr- und Bildungsmaterial disponibel, das denn in der That auch für die Weiterentwicklung der Ascidienform nach zwei Richtungen hin verwerthet wurde. Es bildeten sich einerseits die grossen, komplizirt gefalteten solitären Ascidienformen, andrerseits trat neben der geschlechtlichen Vermehrung die Knospenbildung auf, welche mächtige Ascidienstöcke schuf, deren Einzelindividuen aber verhältnissmässig klein bleiben. — Die Entstehung der ersten Knospengeneration bei Pyrosomen weist dagegen auf das Prinzip hin, welches man als „embryonale Doppelbildung“ bezeichnet hat, womit freilich für das kausale Verständniss der Bildung der Knospen wenig gewonnen ist. Dass die phyletische Pyrosomaform, bei welcher zuerst die Knospung auftrat, anders beschaffen gewesen sein muss, als jetzt das Cyathozooid, wird unbedingt eingeräumt werden müssen. Aber unzweifelhaft scheint mir die Bildung der Ascidiozooide am Cyathozooid von einer Knospung resp. Theilung einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform phyletisch herzuleiten zu sein.

Man könnte allerdings versuchen, die Knospung an der Keimscheibe in ähnlicher Weise wie die der Didemniumlarven als eine sekundäre, in ein früheres Entwicklungsstadium zurückverlegte zu betrachten und von einer der Bildungsarten abzuleiten, welche sich bei den zusammengesetzten Ascidien finden. Doch scheint mir gerade der im Verhältniss zu den jungen Ascidienknospen viel komplizirtere Bau der Knospenanlage der Ascidiozooide und insbesondere die ektodermale Entstehung der Peribranchialröhren dieser Auffassung zu widersprechen und auf einen verschiedenen Ursprung hinzuweisen. — Wie bei den Ascidien kommt den Pyrosomenknospen die Fähigkeit sowohl der geschlechtlichen als der

ungeschlechtlichen Vermehrung zu, und in der That besteht in der ungeschlechtlichen Bildungsweise der dritten und folgenden Generationen eine gewisse Aehnlichkeit mit Didemniumknospen namentlich in Bezug auf das Verhalten der Geschlechtszellen. Doch ist dem gegenüber die paarige Anlage der Perithorakalröhren als solide, dem Mesoderm entstammende Zellstränge — KOWALEVSKY hält übrigens aus theoretischen Gründen einen entodermalen Ursprung für nicht unmöglich — dann das Vorhandensein des Elaeoblast u. s. w. als wichtige Unterschiede von Bedeutung, so dass sich, selbst wenn man die Ascidiozooide als eine eingeschobene Generation auffasst, die zweite Knospengeneration der Pyrosomen mit den Ascidienknospen nicht recht homologisiren lässt. —

So hat denn auch KOWALEVSKY versucht, den Entwicklungscyklus der Pyrosomen mit dem Generationswechsel der Salpen in Uebereinstimmung zu bringen. Seine Argumentation fasst er in folgenden Sätzen zusammen: „Möchten wir diese Bildung der vier Ascidiozooide mit ähnlichen Vorgängen bei andern Tunikaten vergleichen, so fällt uns besonders in die Augen die Aehnlichkeit mit den Salpen, bei denen die aus dem Eie sich entwickelnde Salpe noch während der embryonalen Stadien schon den Stolo bildet, auf dem auch die einzelnen Knospen angedeutet sind. Bei den Salpen geht aber die Bildung des Stolo langsamer vor sich als die der Amme selbst, und deshalb entwickelt sich diese früher, wird zu einem freilebenden Thiere, und während der letzten Periode ihres Lebens entfaltet sich die Kette. Bei der Pyrosoma ist der ganze Vorgang ganz entgegengesetzt, und namentlich die Kettenindividuen resp. die Ascidiozooide entwickeln sich schneller, dagegen wird der Cyathozooid (resp. Amme) nie zu einem freilebenden Geschöpfe, sondern bildet sich nur soweit aus, um im Stande zu sein, den angehäuften Nahrungsdotter aufzulösen und die ernährende Flüssigkeit den wachsenden Ascidiozooiden zuzuführen.“ (KOWALEVSKY Nr. 31 p. 621).

Ich muss diesen Bemerkungen KOWALEVSKY's doch Einiges entgegenhalten. Bekanntlich ist bei den Salpen die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung streng auf beide Generationen vertheilt[1]) und die den Ascidiozooiden vergleichbaren

[1]) Ich kann hier nicht auf die in neuerer Zeit von TODARO und BROOKS gemachten Einwände gegen die alte Auffassung des Entwicklungscyklus der Salpen als echten Generationswechsel des Ausführlichen mich einlassen. Man findet eine gute Erörterung dieser Fragen in SALENSKY's entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Salpen, namentlich in „Die Entwicklung des Hodens und der Generations-

Kettensalpen entwickeln niemals Knospen. Aber ganz abgesehen davon ist der Unterschied in der Knospenbildung der Salpen und des Pyrosomencyathozooid genau der nemliche, wie bei diesem und den Ascidien. Ebenso wie bei den allermeisten Ascidien entsteht bei den Salpen die Knospe niemals aus einem dem mütterlichen Körper nothwendigen Leibesabschnitt, sondern es entwickelt sich erst durch komplicirte Ausstülpungen ein eigenthümliches, ausschliesslich der ungeschlechtlichen Vermehrung dienendes Organ: der Stolo; stets ventral, dicht hinter dem Endostyl, genau an der nemlichen Stelle, an welcher bei Doliolum das rosettenförmige Organ anzutreffen ist. An diesem Stolo erst kommen die Knospen in einer schon oft beschriebenen, aber noch lange nicht genügend gekannten Weise zur Ausbildung. Mag man sich den Stolo gegenüber dem Mutterthiere noch so gross und sein Wachsthum noch so rasch denken, so wird man ihn doch stets als einen sekundären Anhang der solitären Form auffassen müssen, der nicht als ein nothwendiges Organ des Tunikatenkörpers betrachtet werden kann, während die Ascidiozooide sich direkt aus Theilen des Mutterleibes entwickeln, ohne welche ein Tunikat überhaupt nicht gedacht werden kann.

Ganz anders ist das nun freilich bei der Bildung der zweiten und der folgenden Knospengenerationen bei Pyrosoma. Hier ist die Knospenanlage in der That wie der Salpenstolo ein Fortsatz der ventralen Körperwandungen, der ausschliesslich der ungeschlechtlichen Vermehrung gewidmet ist und sonst für die Existenz des Mutterthieres keine weitere Bedeutung hat. Während

wechsel" (Nr. 50). Interessant ist die Auffassung von Brooks („The development of Salpa." Bulletin of the Museum of comparat. Zool. at Harvard College, Cambridge, Mass.), welcher den Dimorphismus der beiden Generationen als geschlechtlichen auffasst. Ihm ist die solitäre Salpe das Weibchen, die Kettensalpe das Männchen. Ersteres bringt nicht selbst den Eierstock zur Reife, sondern lässt ihn in den Stolo übertreten und legt in jedes Männchen hinein ein Ei. Todaro hatte früher bereits das Vorkommen von ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei Salpen geleugnet und die Behauptung aufgestellt: die Kettensalpen seien nicht Nachkommen, sondern jüngere Geschwister der solitären Salpe. — Kowalevsky aber hatte folgende Ansicht entwickelt: „Bei den Salpen gibt es bekanntlich zwei Generationen, in der einen entwickelt sich der aus vielen Eikeimen bestehende Eierstock, welcher in den Stolo hineingeht und sich hier zu je einem einzigen Ei vertheilt; sodann die einzelnen Knospen resp. Kettensalpen, in welchen weiter aus diesem Ei ein Embryo entsteht, wieder mit einem aus mehreren Eikeimen bestehenden Eierstocke" (Nr. 31 p. 604). Brooks' Auffassung ist eine natürliche Verschmelzung dieser beiden Ansichten.

aber bei den Salpen an diesem Stolo erst seitlich die Knospen entstehen, wandelt sich der ventrale Auswuchs der Ascidiozooide direkt in eine Knospe um, an deren Basis gleichzeitig noch eine zweite zur Ausbildung gelangen kann[1]). Wenn man die Homologie der zweiten Knospengeneration, der Knospen an den Ascidiozooiden, mit dem Salpenstolo festhält, dann muss die so ganz eigenthümliche Bildung der Ascidiozooide selbst als eine von den Pyrosomen selbständig erworbene angesehen werden, die auf einen ursprünglichen Theilungsakt der solitären Generation phylogenetisch zurückzuführen sein dürfte. Mit der ersten ungeschlechtlich entstandenen Generation am Dorsalstolo des Doliolum, die nach Grobben eine im Doliolumstamm neu eingeschobene Generation ist, besteht wohl kaum eine innere Beziehung.

Die Knospenbildung bei den Salpen hat nach einer anderen Seite hin gewisse äussere Aehnlichkeiten mit der der socialen Ascidien und namentlich Perophora. Bei diesen entwickelt die eben festgesetzte noch solitäre Form einen ventralen Stolo, an welchem die einzelnen Knospen entstehen, welche die Geschlechtsprodukte aus den dem Mutterthiere entstammenden Mesodermzellen zur Ausbildung bringen. Bei Perophora wenigstens scheint den Knospen ebenso wie bei den Salpen die Fähigkeit einer weiteren ungeschlechtlichen Vermehrung zu fehlen, und es bilden sich neue Knospen immer nur an dem Stolo, der unter dendritischen Verzweigungen ein unbegrenztes Wachsthum zu haben scheint. Allerdings bleibt die primäre Leibeshöhle der geknospten Formen mit dem Hohlraum des Stolo, der sich zwischen den beiden Zellröhren ausbreitet, in Verbindung, und durch die Pulsationen des Herzens treten Blutkörperchen und Mesodermzellen in denselben aus und ein, um sich bei der Bildung neuer Knospen zu betheiligen. Diese können an einem Seitenzweige des Stolo zwischen zwei ganz alten Thieren entstehen, so dass die Vertheilung der einzelnen Individuen im Stocke in Bezug auf ihr Alter ziemlich regellos ist. Doch bilden sich die neuen Knospen vorzugsweise an den distalen äusseren Zweigen des Stolo, während im proximalen Ende, in der Nähe des Mutterthieres, das dichotomische Wachsthum des Stolo ein unbedeutendes ist, weil dort die älteren Individuen bereits die Geschlechtsstoffe zur Reife bringen.

Bei den Salpen dagegen sprossen bekanntlich die neuen Knos-

---

1) Huxley, „Anatomy and development of Pyrosoma." Linn. Trans. 1860.

pen immer nur an der Basis des Stolo hervor, und am distalen Ende lösen sich die reifen Formen ab. In ähnlicher Weise nimmt am Cestodenkörper das Alter der Proglottiden von vorn nach hinten zu. Diese Regelmässigkeit in der Altersfolge der Individuen am Stolo findet sich allerdings bei den Dolioliden nicht mehr vor, und die alten Medianknospen an der Basis des Stolo sind von ganz jungen Knospenanlagen dicht umgeben.

Jener Gegensatz nun, dann der sehr verschiedene Bau des Salpen- und Ascidienstolo und die ganz differente Weise der Ausbildung der Knospen am Stolo sind es, welche mich davon abhalten, an eine genetische Beziehung des Stolo der socialen Ascidien zu dem der Salpen zu glauben und den anscheinend so einleuchtenden Gedanken zu vertheidigen, dass der Salpenstolo mit der dicht gedrängten Anlage der Individuen aus dem gleichbenannten weitverzweigten Gebilde der festsitzenden Tunikaten hervorgegangen sei, unter Anpassung an die durch die freischwimmende Lebensweise nothwendig gewordenen Bedingungen. Unter den zusammengesetzten Ascidien selbst nähert sich übrigens die Stockform von Chondrostachys und Oxycorynia [1]) noch mehr der Form des Salpenstolos mit den daran haftenden Knospen. —

Wenn sich nun die Entstehung der Knospung bei Salpen und Pyrosomen mit der bei Ascidien nicht auf eine Wurzel zurückführen liess, so ist dies doch zweifelsohne der Fall bei jenen und den Dolioliden. Grobben hat versucht (Nr. 15), dies durchzuführen und betrachtet die Knospen am dorsalen Stolo des Doliolum als eine bei gleichzeitiger Rückbildung des ventralen Stolo zum rosettenförmigen Organ neu entstandene Generation, während Ulianin [2]) dieselben aus kriechenden Urknospen ableitet, die dem rosettenförmigen Organe entstammen, auf den dorsalen Fortsatz der ersten Ammengeneration gewandert sind und zu polymorphen Individuen, den Median- und Lateralsprossen, sich gestalten. Ulianin kennt überhaupt nur Eine Ammenform, u. z. ist sie ihm die aus den Eiern entstandene Generation. Die abgelösten Mediansprossen sind durchaus steril und vermehren sich auch nicht ungeschlechtlich, denn die Knospen am ventralen Stolo leitet Ulianin ebenfalls vom rosettenförmigen Organe der ersten Amme her. Leider fehlt uns nur dafür jedes Verständniss, warum gerade nur

[1]) R. Drasche, „Ueber eine neue Synascidiengattung." Zool. Anz. Nr. 107. 1882.

[2]) Ulianin, „Zur Naturgeschichte des Doliolum." Zool. Anz. Nr. 118, 119. 1882.

diejenigen losgelösten Urknospen des rosettenförmigen Organes Geschlechtsprodukte entwickeln können, welche ein glücklicher Zufall bei ihren Wanderungen auf eine bereits in Entwicklung begriffene, früher abgetrennte Urknospe geführt hat, während diejenigen, welche ein Missgeschick auf den dorsalen Fortsatz der Amme direkt festsetzen liess, als Lateral- oder Mediansprossen zur Sterilität verdammt sind.

Es ist klar, dass nach GROBBEN's Auffassung der Generationswechsel, der in der ontogenetischen Entwicklung der Dolioliden anzutreffen ist, von dem der Salpen total verschieden ist. Denn wenn die zweite Generation, die Mediansprossen am Rückenstolo, eine neu aufgetretene Form ist, die kein Homologon bei den übrigen Tunikaten besitzt, wird doch auch die dritte Generation, die sich am ventralen Stolo der zweiten ungeschlechtlich entwickelt, nicht ohne Weiteres mit der Kettengeneration der Salpen verglichen werden können. Man weise hier nicht etwa auf die Botrylliden hin, bei welchen eine ganze Reihe ungeschlechtlicher Generationen in den ursprünglich einfachen Entwicklungscyklus eingeschoben ist, welcher in einem regelmässigen Wechsel von einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Form bestand, welch' letztere sich gleichzeitig durch Sprossen vermehrte. Denn hierfür ist das Verständniss leicht zu gewinnen, wenn man die Aufeinanderfolge zweier ungeschlechtlicher Generationen auf Theilung der Knospen zurückführt, eine Erklärung, welche mit zahlreichen Beobachtungen an Ascidien in vollkommenstem Einklange steht. In ganz ähnlicher Weise begreift sich der Entwicklungscyklus der Pyrosomen durch die Annahme einer Theilung der ersten, solitären Generation, so dass die Knospen der Ascidiozooide, die dritte Generation, sehr wohl mit der Kettengeneration der Salpen verglichen werden darf. — Dass aber der neu entstandene Entwicklungscyklus bei den Dolioliden mit der vierten Generation wieder zur Ausgangsform zurückführen kann, die direkt auf die phyletische Stammform zu beziehen ist, erklärt sich einfach in der vollständigen Kontinuität der Mesodermzellen resp. der Geschlechtsprodukte, die eben erst in der dritten Generation zur Ausbildung gelangen, weil in den früheren die Wachsthums- und Lebensenergie der Individuen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung aufgebraucht wurde.

Trotz dieser angedeuteten Schwierigkeit in der Auffassung des Entwicklungscyklus der Dolioliden, die bei ULIANIN's Ableitung der Mediansprossen aus dem ventralen rosettenförmigen Organe entfällt, möchte ich dennoch GROBBEN's Ansicht den Vor-

zug geben, weil mir die Auswanderung der Urknospen vom rosettenförmigen Organe auf den Rückenfortsatz der Amme und ihre Umbildung zu den Knospen desselben durch die Beobachtungen weniger erwiesen zu sein scheint, als die Entstehung der Mediansprossen aus dem Stolo an Ort und Stelle. —

Der Generationswechsel und die Knospung von Anchinia scheinen sich, nach den bisherigen lückenhaften Kenntnissen zu urtheilen, eng an die Verhältnisse der Dolioliden und Salpen anzuschliessen. Ob auch hier bereits der Dimorphismus der beiden Generationen, der — wie GROBBEN bemerkt — sich stets aus dem Vorhandensein des Stolo prolifer und der damit dem Thiere erwachsenden Last erklärt, zur Ausbildung gelangt ist, ist unsicher, weil es bis jetzt noch nicht gelungen ist, die Ammenform aufzufinden. Nicht wahrscheinlich ist es mir, dass spätere Entdeckungen uns mit einem ähnlich komplizirten Entwicklungscyklus bekannt machen werden, wie wir ihn von Doliolum kennen, vielmehr dürfte sich dieser wohl als ein einfacher Generationswechsel darstellen.

KOROTNEFF, der sich zuletzt mit der Entwicklungsgeschichte der Anchinia beschäftigt hat, ist freilich anderer Ansicht; nach ihm ist der Entwicklungscyklus viel verwickelter, und er äussert sich über die Entstehung desselben in folgender Weise: „Die asexuelle Generation mit einem rosettenförmigen Organe und einem Auswuchse wechselt mit einer sexuellen Form (Sprossen) ab; mit der Zeit aber hat sich, wie gesagt, diese zweite Form ausgedehnt und eine intermediäre Reihe von parthenogenetischen Organismen [1]) eingeschoben. Eine solche Ausdehnung der Gene-

[1]) KOROTNEFF (Nr. 28) hat eigentlich — wenn man sich auf dessen eigenen Standpunkt stellt — für seine Arbeit einen sehr unglücklichen Titel gewählt, wenn er sie „Die Knospung der Anchinia“ überschreibt, denn er glaubt ja die Entwicklung aus unbefruchteten Eiern beobachtet zu haben. Schon auf seine erste deutsche Mittheilung hin („Knospung der Anchinia.“ Zool. Anz. Nr. 148) sah sich ULIANIN veranlasst („Einige Worte über Fortpflanzung des Doliolum und der Anchinia.“ Zool. Anz. Nr. 152), die Beobachtungen und Deutungen KOROTNEFF's einer Kritik zu unterziehen; und manche seiner Einwände scheinen mir überzeugend zu sein. Weder in seiner Replik („Noch etwas über die Anchinia.“ Z. A. Nr. 160), noch in seiner neuesten ausführlichen Abhandlung hat KOROTNEFF — so will es mir wenigstens scheinen — den Kernpunkt seiner Auffassung bewiesen, dass nämlich die jungen Gebilde am Stolo, welche er selbst eigenthümlicher Weise Knospen nennt, wirklich aus seinen parthenogenetischen Eiern hervorgehen. Sowohl die Abbildungen als die Beschreibung lassen zwischen den „kriechenden, parthenogenetischen

ration ist gewiss durch unvermeidliche Nothwendigkeit, eine grössere Zahl von Geschlechtssprossen zu erhalten, hervorgerufen, weil eine Zeugung durch Urknospen (abgetrennte Theile des rosettenförmigen Organes) ungenügend ist, um eine bedeutende Zahl von Geschlechtssprossen zu erzielen. Wir haben es in der Bildung der Sprossen aus den kriechenden Zellen gewiss mit einer Erscheinung zu thun, die ganz analog jener bei Aphiden vorhandenen ist." (KOROTNEFF Nr. 28 p. 57.)

Der unbekannten Ammenform wird von KOROTNEFF wohl lediglich aus theoretischen Gründen, um möglichste Uebereinstimmung mit Doliolum zu erzielen, ein rosettenförmiges Organ zugeschrieben, von welchem aus die ersten Knospen auf den dorsalen Fortsatz wandern. Denn sonst vermag ich in seinen Mittheilungen keinen Anhaltepunkt für die Annahme einer solchen ungeschlechtlich erzeugten Generation zu finden und sehe nicht ein, warum die sog. parthenogenetischen Eier nicht eben so gut demselben Individuum angehören könnten, welches den stoloartigen, dorsalen

---

Eizellen" und den jüngsten Knospen eine Lücke offen. Auch mir scheint es am einleuchtendsten zu sein, dass die sog. parthenogenetischen Eizellen modifizirte Blutzellen sind, wie ja vielfach unter den Tunikaten die Mesenchymzellen sehr verschieden gestaltet sind. Die jungen Knospen am Stolo, die KOROTNEFF mit den Eizellen in genetischen Zusammenhang bringt, trotzdem aber „Knospen" nennt, fasst ULIANIN als abgetrennte Theile des problematischen rosettenförmigen Organes der unbekannten Ammenform auf; ich möchte sie aber lieber im Anschlusse an GROBBEN's Beobachtungen an Doliolum, vorläufig wenigstens, als echte Knospen des Stolo selbst ansehen. Ich will mich nun hier nicht weiter in eine Kritik von KOROTNEFF's Ansichten einlassen und nur noch hervorheben, dass mir dieselben aus rein theoretischen Gründen nicht recht sympathisch erscheinen, weil sie eine ganz eigenthümliche Verschmelzung von Heterogonie und Generationswechsel in einen Entwicklungscyklus behaupten und unter den Ascidien den Generationswechsel von Didemnium styliferum in Heterogonie umwandeln. Freilich hat auch WEISMANN den Generationswechsel der Tunikaten Heterogonie genannt, nicht aber, weil er an den bekannten Thatsachen der Entwicklungsgeschichte der Salpen und Ascidien gerüttelt hätte, sondern lediglich, weil er die Worte Heterogonie und Generationswechsel in einer anderen als herkömmlichen Bedeutung gebrauchte. Wie bekannt, galt ihm als der prinzipielle Unterschied nicht der Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher oder pathenogenetischer Fortpflanzung, sondern ob die aufeinanderfolgenden Generationen auf derselben Entwicklungsstufe stehen oder auf verschiedene Formen der phylogenetischen Ahnenreihe hinweisen. So blieb für WEISMANN der Generationswechsel der Coelenteraten: Generationswechsel, der der Tunikaten wurde ihm zur Heterogonie.

Fortsatz trägt. Ursprünglich müssen ja bei allen Tunikaten die aus dem Ei stammenden Formen die Fähigkeit besessen haben, Geschlechtszellen zur Ausbildung zu bringen, die aber bei dem Auftreten der Knospen auf diese überging. Und ein solches bei Anchinia anzunehmen, liegt für KOROTNEFF kein direkter Grund vor, denn er glaubt ja die Entstehung der Gebilde, welche man als Knospen deutete, aus parthenogenetischen Eiern beobachtet zu haben. Die Wanderung solcher kriechender Eier aus dem Mutterthiere auf den Stolofortsatz ist nicht schwieriger als von den ersten Knospen aus. Wenn man somit streng von KOROTNEFF's Gesichtspunkte aus das aus der Entwicklung der Anchinia Bekannte beurtheilt, müsste man ihren Entwicklungscyklus als wahre Heterogonie deuten und so auffassen, dass die aus dem befruchteten Ei hervorgegangene Form nur durch parthenogenetische Eier sich vermehrt, die auf einen dorsalen, stoloartigen Auswuchs wandern, um dort eine Generation zu erzeugen, die sich ebenfalls parthenogenetisch vermehrt. Nach einer Reihe von parthenogenetischen Generationen entsteht eine solche, die Ovarien und Hoden besitzt und aus befruchteten Eiern wiederum die erste Form mit stoloartigem Fortsatze hervorbringt.

Wie gesagt bin ich aber weit entfernt, KOROTNEFF's Auffassung zu theilen und glaube vielmehr, dass erneuerte gründliche Untersuchungen uns den Entwicklungscyklus von Anchinia als einen wahren Generationswechsel erkennen lassen werden, bei welchem geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrungsweise alterniren. —

So hätten wir denn, wenn ich das Vorhergehende im Zusammenhange kurz wiederhole, bei Salpen, Dolioliden und Anchinia nur verschiedene Modifikationen eines echten Generationswechsels, der ihrer gemeinsamen Stammform bereits als Entwicklungscyklus eigenthümlich war. Diese Stammform war eine freischwimmende und entwickelte in ähnlicher Weise ventrale Knospen wie gegenwärtig die geschwänzte Doliolumlarve das rosettenförmige Organ. Anfänglich mag wohl die Solitärform ihre Fähigkeit, die Geschlechtsprodukte zur Ausbildung zu bringen, neben der Knospe weiter ausgeübt haben, scheint aber sehr bald das gesammte embryonale Material, das zur Bildung der Fortpflanzungszellen verwendet wurde, in die Knospen übergeführt zu haben. Diese phyletisch aufgetretenen Knospen dürften — nach dem Salpenstolo und dem rosettenförmigen Organe der Dolioliden zu schliessen — einen ziemlich

komplizirten Bau besessen und sich aus Fortsätzen fast aller Organe des freischwimmenden Mutterthieres zusammengesetzt haben.

Auf die Knospung derselben freischwimmenden Stammform ist auch der Entwicklungscyklus der Pyrosomen phyletisch zurückzuführen. Nur schob sich zwischen die geschlechtlich entstandene Solitärform und die erste ventrale Knospengeneration die Generation der Ascidiozooide ein.

Aus einer andern Wurzel entsprang der Entwicklungscyklus der komposites Ascidien, der — wie oben dargethan wurde — aus einer Knospenbildung seinen Ursprung nahm, die nach der Festsetzung der freischwimmenden Stammform im Zusammenhange mit der Rückbildung und dem Degenerationsprozesse des Larvenschwanzes auftrat. Die mannigfachen Verschiedenheiten, die wir gegenwärtig antreffen, haben sich später erst allmählich herausgebildet.

Es ergiebt sich nun aus diesen Erörterungen, was später noch von einer anderen Seite aus wahrscheinlicher gemacht werden wird, dass die pelagischen Tunikaten und Ascidien nur durch eine sehr alte, Larven ähnliche Stammform zusammenhängen, welche noch nicht mit der Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung begabt war. Von den Appendicularien unterschied sich diese Stammform dadurch, dass die beiden Atrialgänge bereits zu einem dorsal durch eine unpaare Oeffnung ausmündenden Raume verschmolzen waren, ähnlich wie der Peribranchialraum der freischwimmenden Clavelinalarven (Taf. V, Fig. 48). Die Knospung wurde einerseits im Ascidienstamme nach der Festsetzung erreicht. Unter den freischwimmenden Formen aber erlangte nur ein Zweig die Fähigkeit der Sprossenbildung; ein anderer, die Appendicularien, entwickelte sie niemals.

II. Die Entwicklungsgeschichte der Ascidien und die Keimblättertheorie.

Die Entwicklung von Clavelina ist eine ausserordentlich verkürzte. Eine Morula und Blastula gelangen nicht zur Ausbildung, und es führt die Furchung direkt zu einer Gastrula. Von Anfang an liegen die einzelnen Furchungskugeln aneinander gepresst, und eine eigentliche Furchungshöhle tritt nicht auf. Erst in viel späteren Entwicklungsstadien weichen die beiden primären Keimblätter auseinander und lassen dann mächtige Spalträume

entstehen, welche, durch Mesenchymzellen eingeengt, die bleibende primäre Leibeshöhle (CLAUS Nr. 3 und 4) der Ascidien darstellen und in denen die Blutflüssigkeit meist frei cirkulirt. Es sind diese Verhältnisse im ersten Theile dieser Arbeit des Ausführlichen beschrieben worden, und es hat sich da gezeigt, dass BALFOUR's [1]) Bedenken an der Richtigkeit von KOWALEVSKY's Mittheilungen unbegründet sind. Es scheint, dass BALFOUR das Vorhandensein einer primären Leibeshöhle mit seiner Ansicht über die Stellung der Tunikaten im System nicht recht in Einklang bringen konnte. Auch HAECKEL giebt in seiner Gasträatheorie (Nr. 17, Taf. I, Fig. 12) eine Abbildung eines Querschnittes durch eine Ascidienlarve, auf welcher irrthümlicher Weise eine sekundäre, von zwei Mesoblastschichten umschlossene Leibeshöhle zu sehen ist.

Der Mangel einer Furchungshöhle also ist es, welcher den Ausfall des Blastulastadiums bedingt, so dass der Furchungsprozess erst mit der Gastrulabildung zum Abschlusse kommt. Ich habe oben den mit „Gastrulation" überschriebenen Abschnitt mit der Beschreibung des sechzehnzelligen Stadiums begonnen und stehe in der That nicht an, dieses als Gastrula aufzufassen. Denn das charakteristische Merkmal einer Gastrula liegt doch wohl nur darin, dass die Produkte des Furchungsprozesses sich in zwei übereinander lagernden Schichten angeordnet haben, von denen die eine vorwiegend zur Bildung des Darmtraktus verwendet wird, die andere zur äusseren Körperschicht wird, nachdem sich mehr oder minder zahlreiche Theile zur Bildung anderer Organe losgelöst haben. Dass die äussere Form, zu welcher die beiden primären Keimblätter angeordnet sind, von untergeordneter Bedeutung ist, bedarf bei einem Blicke auf die mannigfachen Gastrulagestalten, namentlich bei partiellem Furchungsvorgange, keiner weiteren Begründung. Man wird also in der Art und Weise der Bildung der beiden primären Keimblätter bei den Ascidien durchaus nichts finden können, was unseren entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen irgendwie zuwiderliefe.

Als ein interessantes Faktum aber wird man das frühzeitige Auftreten der Gastrula auf dem sechzehnzelligen Stadium beim Mangel einer Blastula anerkennen müssen. Es bleibt übrigens dem subjektiven Ermessen des Einzelnen anheimgestellt, eventuell schon das achtzellige Stadium als Gastrula aufzufassen, weil auf diesem

---

[1]) BALFOUR, „Vergleichende Embryologie" Bd. II p. 19.

— wie im ersten Theile beschrieben worden ist — die Elemente, aus welchen sich weiterhin die beiden primären Keimblätter aufbauen, bereits zur Sonderung gelangt sind, wenngleich eine Verschiedenheit in den Zellen mit Sicherheit mir nicht erkennbar war. Bei Lithonephria eugyranda hat GIARD [1]) bereits auf dem achtzelligen Stadium vier hellere Furchungskugeln als Ektoderm und vier gefärbte als Entoderm erkannt und bezeichnet dieses Gebilde als eine Gastrula, wenn er sagt: „L'oeuf au Stade VIII, qui est physiologiquement une morula, représente morphologiquement une gastrula." Wie bei Clavelina treten auch bei Lithonephria die Anlagen der verschiedenen Organe ausserordentlich frühzeitig auf, so dass GIARD, das Ergebniss seiner Beobachtungen zusammenfassend, sagen konnte: „La condensation embryogénique pourrait donc être définie une avance de l'état morphologique sur l'état physiologique de l'embryon."

In Bezug auf die Furchung von Clavelina wird die Thatsache der Erinnerung werth sein, dass die beiden ersten Zellen den beiden bilateralen Körperhälften entsprechen, ähnlich wie sich nach den Beobachtungen von KOWALEVSKY, FOL und CHUN aus jeder der vier ersten Furchungskugeln der Ctenophoreneier ein Quadrant des ausgebildeten Thieres aufgebaut hat. Freilich hat andrerseits HAECKEL (Nr. 17) über die Furchung von Wurmeiern Mittheilungen gemacht, nach welchen die erste Furchungsebene das Ei in zwei Zellen zerlegt, die als animale und vegetative dem Ektoderm und Entoderm direkt den Ursprung geben und durchaus nicht mit dem späteren bilateralen Bau des Thieres in Beziehung gebracht werden können. Aehnliche Beobachtungen sind vielfach an Eiern mit inäqualer Furchung gemacht worden, und VAN BENEDEN hat ein Gleiches namentlich für Säugethiereier behauptet.

Zum zweiten erst lässt sich an dem jungen Keim ein Vorn und Hinten festhalten, und mit dem Auftreten der dritten Furche, die man als eine äquatoriale ansehen kann, ist eine Rücken- und Bauchseite zur Differenzirung gebracht. Man pflegt nun die durch die dritte Furche zur Sonderung gelangten Elemente — eine Ausnahme bilden bekanntlich auch die Spongien — als zum animalen und vegetativen Pole gehörende zu unterscheiden, und es müssten demnach die Zellen a_1 und a_2 in Fig. 6 als animale, α_1 und α_2 als vegetative bezeichnet werden. In der That bauen sich denn

[1]) A. GIARD, „Sur l'embryogénie des Ascidies du genre Lithonephria." Compt. rend. 6. juin 1881.

auch bei Clavelina die beiden primären Keimblätter aus diesen bestimmten Furchungskugeln auf; aus den ventralen das Ektoderm, aus den die spätere Rückenfläche des Embryo einnehmenden das Entoderm. Ich muss nun nochmals darauf aufmerksam machen, dass die Grössenverhältnisse der einzelnen Furchungszellen hier etwas seltsamer Art sind. Obwohl der junge Keim wie eine Amphiblastula aus Zellen von zweierlei Grössen sich zusammensetzt, gehören sie dennoch nicht zu durchaus verschiedenen Keimblättern, sondern zwei kleine Zellen bilden mit den beiden grossen das Ektoderm.

Die Art und Weise, wie die Krümmung der beiden primären Blätter von dem sechzehnzelligen Stadium an erfolgt, indem zugleich der Blastoporus verengt und die äussere, typische Gastrulaform erlangt wird, lassen darauf schliessen, dass wir es in diesem Falle mit sehr stark abgeänderten Entwicklungsvorgängen zu thun haben.

Als Beleg hierfür diene ein Hinweis auf die Nichtbetheiligung des Hinterrandes des Gastrulamundes beim Verschliessungsprocess des Blastoporus, sowie auf das gleichzeitige Auftreten der Nervenfurche in dieser Region. Die beiden Keimblätter bleiben dicht aneinander gepresst, nur hie und da erscheint eine feine Lücke, welche durch die verschiedenen Krümmungen der Zellwandungen bedingt ist. —

So leicht und ungezwungen sich nun auch die Beobachtungen über die Entstehung der beiden ersten Keimblätter bei den Ascidien mit den Befunden bei anderen Thierklassen vereinbaren lassen, stossen wir doch bei der Vergleichung des mittleren Keimblattes, des Mesoderms [1]), auf einige Schwierigkeiten.

Die Hertwig'sche Theorie stellt bekanntlich zwei Typen des mittleren Keimblattes auf: den Mesoblast und das Mesenchym. Van Beneden hat letzteres in ein primäres und ein sekundäres unterschieden, indem er darauf hinwies, dass bei den Ascidien die Mesenchymzellen aus epithelialen Mesoblaststreifen hervorgehen. Das Mesenchym der Ascidien ist also eigentlich ein degenerirter

[1]) Mit Mesoderm bezeichne ich den zwischen beiden primären Keimblättern gelegenen Embryonaltheil, mag derselbe in epithelialen Zellflächen angeordnet erscheinen (Hertwig's Mesoblast) oder in bindegewebsartigen, zerstreuten Zellen (Mesenchym) bestehen. Auch beim ausgebildeten Thiere nenne ich — wo es sich aus Bequemlichkeit gerade empfiehlt — die Summe aller aus diesem Embryonaltheile stammenden Organe und Zellkomplexe Mesoderm.

Mesoblast und demgemäss gehören nach van Beneden die Tunikaten zum Hertwig'schen Typus der Enterocoelier.

Dass das Mesoderm der ausgebildeten Ascidie ein Mesenchym ist, lehrt schon eine oberflächliche Untersuchung, wenn man einmal den falschen Ausgangspunkt vermeidet, im Peribranchialraum das Homologon einer sekundären Leibeshöhle zu suchen. Wenn auch bei vielen Ascidien der Darmtraktus von der inneren Wand des Peribranchialraumes nach Art der inneren Leibeshöhlenwand bei den Coelomaten umzogen wird, wäre doch, um nur Eines anzuführen, die Ungeheuerlichkeit zu gross, den Darm in die Leibeshöhle und diese frei nach aussen münden zu lassen. Hertwig (No. 23) hat nun allerdings bei Ascidia canina eine vom Peribranchialraum geschiedene, den Verdauungstraktus des Darmes umschliessende Leibeshöhle beschrieben, welche ein parietales und viscerales Blatt besitzt. Ich glaube aber, dass es sich dabei kaum um etwas anderes handelt, als um einen Spaltraum im Mesenchym, um welchen sich die Zellen zu epithelialen Lamellen angeordnet haben. — Weiter aber entsteht die Frage, entstammt das Mesenchym der Ascidien wirklich einem Mesoblast, das dem der echten Coelomaten komplet homolog ist?

Wie in der That die zwischen den beiden primären Keimblättern lagernden Zellenmassen der Ascidien aus zwei Zellstreifen hervorgehen, ist im ersten Theile dieser Arbeit beschrieben worden, und es muss nun untersucht werden, ob dieselben den paarigen Mesoblastfalten direkt zu vergleichen sind. Van Beneden hat dies ohne Weiteres bejaht; ich glaube aber doch, dass die Frage noch diskutirbar ist.

Bei einer vergleichend-anatomischen Prüfung der verschiedenen Tunikatenformen lässt sich nicht viel gewinnen, selbst wenn man Hertwig vollkommen beipflichtete, dass die histologische Beschaffenheit der Muskeln auf die Natur ihrer Entstehung direkt schliessen lasse. Den Salpen fehlt ein in epithelialen Flächen angeordnetes Mesoderm ebenso wie den Ascidien, und die Appendicularien weisen auf die geschwänzten Ascidienlarven hin, besitzen aber im Vorderleibe einen breiten Muskelstreifen, der an die Salpen erinnert. Durchwegs bleibt zwischen dem ektodermalen Hautepithel und dem Darmtraktus ein bedeutender Spaltraum als primäre Leibeshöhle bestehen. Dieselbe wird namentlich bei den Salpen durch das Auftreten des inneren Cellulosemantels, welcher sich sowohl vom Ektoderm als von den freien Mesodermzellen aus zu bilden scheint, stark eingeengt, niemals aber von solchen epithelialen Wandungen

begrenzt, die als Mesoblast gedeutet werden könnten; kurz, die bleibende Leibeshöhle der Tunikaten entspricht durchaus einem Schizocoel. Die Muskulatur der ausgebildeten Ascidien trägt durchaus den Charakter von Mesenchymmuskelzellen, die des Schwanzes der Larven und Appendicularien ist eine epitheliale, die aber ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt. Auch die Ringmuskelzüge der Salpen dürften, soviel ich übersehen kann, auf eine ganz eigenthümliche Anordnung von Mesenchymmuskelzellen zurückzuführen sein, und die Muskelstreifen der geschlechtlichen Form der Anchinia gleichen, wie es scheint, darin den Salpen. Doch kann durchaus nicht die Muskelanordnung bei Ascidien als ein in der phylogenetischen Entwicklung vorhergegangenes Stadium angesehen werden. Den Charakter von epithelialen quergestreiften Muskeln aber besitzen überall bei den Tunikaten die Wandungen des Herzens.

So werden wir denn auf die Entwicklungsgeschichte gewiesen, welche die Mesodermfrage entscheiden muss. Leider zeigen sich aber da die Angaben der Autoren in Bezug auf die Salpen sehr widersprechend. Sehr beachtenswerth aber scheint mir die Mittheilung von Brooks[1]) zu sein, welche die Muskulatur aus paarigen Falten entstehen lässt, zwischen welchen fensterförmige Durchbrechungen auftreten, so dass die bandförmige Anordnung hervorgerufen wird. Diese Entwicklungsweise würde darauf hindeuten, dass bei den Salpen in der That ursprünglich ein Mesoblast vorhanden war, der jetzt allerdings vollkommen in die Bildung der Muskulatur aufgeht, während gleichzeitig die von ihm eingeschlossene Höhlung, die sekundäre, enterocoele Leibeshöhle, schwindet, um die primäre in vollem Umfange wieder auftreten zu lassen. Nur blieben dann die histologischen Verhältnisse der Salpenmuskel etwas eigenthümlich und würden den durch die Hertwig'sche Theorie für die Mesoblastmuskel geforderten Bedingungen nur theilweise entsprechen. Die Muskelreifen der Salpen und die Muskelfaserzüge der ausgebildeten Ascidien wären dann ganz verschiedene Bildungen; es wiesen erstere mehr auf die quergestreiften Schwanzmuskelstreifen der Ascidienlarven und Appendicularien hin. Sind Brooks Angaben über die Entstehung der Muskulatur der Salpen richtig, so hätten wir also hier im Verlaufe der Entwicklung wirklich ein Stadium, in welchem eine echte

---

[1]) W. K. Brooks, „Ueber die Embryologie von Salpa". Arch. f. Natg. Bd. 42. 1876. p. 349.

enterocoele Leibeshöhle besteht, deren Wandungen vollkommen zur Bildung der Muskulatur verwendet würden, während bei Amphioxus bekanntlich nur der der Chorda unmittelbar anliegende Theil der inneren Wand der Leibeshöhle zu Muskelzellen sich umwandelt. Doch bedürfen diese Angaben über die Entstehung der Muskulatur der Salpen einer eingehenden Revision.

Bei Pyrosoma scheint ebenso eine sekundäre Leibeshöhle und ein Mesoblast im Verlaufe der ganzen Entwicklung durchaus zu fehlen (Kowalevsky, No. 31), und bei Doliolum [1]) ist die Embryonalentwicklung noch nicht genügend bekannt, um darüber ein Urtheil gewinnen zu können. Von Anchinia ist die aus Geschlechtsprodukten entstandene Ammenform überhaupt nicht bekannt; aber wenn es erlaubt ist, aus den von Korotneff veröffentlichten Beobachtungen über die Knospung und aus der Anatomie der geschlechtlichen Form zu schliessen, so dürfte auch hier eine enterocoele Leibeshöhle und ein dieselbe umschliessender Mesoblast fehlen.

Bei den Ascidien kommt es nun, wie wir bei Clavelina gesehen haben, nirgend zur Bildung einer enterocoelen Leibeshöhle, denn die bald verschwindenden Spalträume, die nach der Zellvermehrung im Vordertheile des Mesoderms entstanden sind, können nicht als solche gedeutet werden, weil sie niemals mit der Darmhöhle in Verbindung standen, vielmehr Theile der primären Leibeshöhle sind und überhaupt von keinem Zellepithel begrenzt werden. Die beiden seitlichen Mesodermstreifen sind bei ihrer Entstehung paarige, einschichtige Zelllagen, die vom Entoblastrohr sich loslösen, wie ich das im ersten Theile dieser Arbeit eingehend beschrieben habe.

Es zeigen sich somit in der Entstehung und Entwicklung des Mesoderms bei den Tunikaten nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten; und wenn bei den Salpen, wenn auch nur vorübergehend, wirklich eine enterocoele Leibeshöhle vorhanden wäre, so schiene in dieser Beziehung die sonst so ganz eigenartig modifizirte Ontogenie der Salpen auf ursprünglichere Verhältnisse zurückzuweisen. Doch leider haben Salensky's neue, ausführliche Publikationen vor der Hand jede Aussicht benommen, die Salpenentwicklung bei der Deutung und Erklärung der Ascidienontogenie irgendwie zu ver-

[1]) In Ulianin's Mittheilung über die Entwicklung von Doliolum („Ueber die embryonale Entw. d. Doliolum". Zool. Anz. Nr. 92) findet sich die interessante Bemerkung, dass die beiden seitlichen Mesodermplatten der Larve in eine Reihe von Metameren (?) zerfallen.

werthen. Ich ziehe es daher vor, mich an die gegebenen Beobachtungen über Ascidienentwicklung allein zu halten, um die Frage zu beantworten zu versuchen, aus welchem phylogenetischen Prozesse die eigenthümliche Mesodermbildung in der ontogenetischen Entwicklung abzuleiten sei.

Ich habe früher bereits darauf hindeuten müssen, dass die ungeschlechtliche Entwicklung der Ascidien, die Knospung, auf die Stammesentwicklung nicht zu schliessen erlaubt, weil, wenn irgendwo so hier, derart abgeänderte Verhältnisse anzutreffen sind, dass das Analogon für die wichtigste Stammform fehlt. Das Mesoderm der Knospe ist ein Theil des Mesenchyms der geschlechtlich erzeugten Form und tritt somit gleich in der Form auf, welche in der Embryonalentwicklung erst durch einen langen und komplizirten Prozess erlangt wurde.

Aber auch die Embryonalentwicklung mancher Ascidien zeigt in Bezug auf die Mesodermbildung die ursprünglichen Verhältnisse verwischt. Von vorn herein muss festgestellt werden, dass die Entwicklungsgeschichte von Molgula als eine cenogenetische, stark verkürzte anzusehen ist und aus einer den übrigen Ascidien ähnlichen, mit geschwänztem Larvenstadium abzuleiten ist. (Vgl. Claus No. 4 p. 122). Bekanntlich kommt es in der Entwicklungsgeschichte von Molgula beim Mangel des Larvenschwanzes nicht zur Bildung von seitlichen Mesodermstreifen, sondern es geht das Mesenchym aus freien Zellhaufen hervor, ohne je zu epithelialen Flächen angeordnet gewesen zu sein. Demgemäss finden sich auch niemals die Epithelmuskelzellen mit dem eigenthümlichen Fibrillenverlaufe, die bei den anderen Ascidien im Ruderschwanze anzutreffen sind und dort als Argument für die Deutung als Mesoblast angeführt werden können.

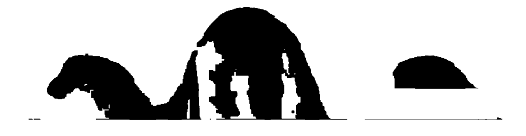
Bei Clavelina haben wir Variationen kennen gelernt, welche zu dem Entwicklungsmodus der Molgula hinüberführen, wenn nämlich bei mächtigem Follikel der Larvenschwanz rückgebildet wird, ohne als Lokomotionsorgan fungirt zu haben. In solchen Fällen erreicht der Larvenschwanz sehr oft überhaupt nur eine geringere Ausbildung, und es lässt sich sehr gut vorstellen, dass, wenn der Follikel durch eine Reihe von Generationen hindurch erst während der Rückbildung des Larvenschwanzes zum Platzen kommt, das Lokomotionsorgan, weil es nie funktioniren kann, allmählig auch nicht mehr zur Ausbildung gelangt. So ist es bei Molgula dahin gekommen, dass während der ganzen Entwicklungszeit kein Stadium vorhanden ist, welches selbständiges Lokomotionsvermögen besässe.

Als das Homologon des Larvenschwanzes erkennt KUPFFER (No. 41) eine mesodermale Zellmasse im Hintertheile des Körpers, die sehr stark an den Zellhaufen der eben festgesetzten Ascidie erinnert, der bei der Degeneration des Larvenschwanzes entstanden ist.

VAN BENEDEN hat nun, wie es scheint, bei verschiedenen Formen das Mesoderm aus wirklichen Ausstülpungen des Entoblastes hervorgehen sehen, welche also Fortsätze der Urdarmhöhle einschliessen und somit als Mesoblast im HERTWIG'schen Sinne zu deuten wären. Dann fände sich auch in der Ontogenie der Ascidien ein freilich nur vorübergehendes Stadium, welches die Anlage zu einer sekundären, enterocoelen Leibeshöhle aufzuweisen hätte, die sich vielleicht mit der durch KOWALEVSKY (No. 33) und HATSCHEK (No. 19) für Amphioxus bekannt gewordenen Bildungsweise der Leibeshöhle homologisiren liesse. Ich muss aber gestehen, dass ich in den bisherigen Mittheilungen VAN BENEDEN's noch nicht die vollständig überzeugenden Beweise finde. GIARD's Mittheilungen über Lithonephria lauten in Bezug auf die Mesodermbildung leider nur sehr kurz, aber das Eine scheint mir doch aus ihnen mit Sicherheit ersichtlich zu sein, dass die seitlichen Mesodermstreifen nur einschichtig sind und dass dieselben somit keine Darmdivertikel einschliessen, welche als Enterocoel irgendwie gedeutet werden könnten.

Die eben erwähnten Thatsachen aus der Ontogenie, die zur Aufstellung einer ziemlich kontinuirlichen Reihe in den Verschiedenheiten der Mesodermbildung bei Tunikaten berechtigen, könnten in zweierlei Weise verwerthet werden.

Einmal kann man die Verhältnisse wie sie bei Appendicularien und den meisten solitären Ascidien angetroffen werden, als die ursprünglicheren ansehen und das Fehlen von mesodermalen Zellstreifen während des Entwicklungslebens bei den anderen Tunikaten als den Ausfluss eines tiefgreifenden Degenerationsprozesses auffassen, der im ganzen Tunikatentypus zur Herrschaft gelangt ist. Andererseits aber könnte man auch die Ergebnisse der Beobachtungen in der umgekehrten Weise verwerthen, indem man den komplizirten anatomischen und histologischen Bau des Larvenschwanzes der Appendicularien als den gegenwärtigen Endpunkt eines langen phylogenetischen Entwicklungsprozesses auffasst, der erst spät im Tunikatenstamme selbst auftrat und nicht die ausgebildete, festgesetzte Ascidienform betraf, sondern sich in eine Periode des Larvenlebens in der ontogenetischen Entwicklung einschob. Die Konsequenz dieser Ansicht ist die Auffassung des gesammten



Ascidienschwanzes als ein provisorisches Larvenorgan, welches aus einem Plus von Bildungsmaterial des Embryo — das in der mesodermalen Zellmasse im Hinterleibe der Molgula und im Elaeoblast der Salpen wiederzuerkennen ist — sich herausgebildet hat, und somit durchaus nicht auf eine verwandtschaftliche Beziehung zu den Vertebraten zu schliessen erlaubt. Wenn für diese Auffassung nun die Entwicklungsgeschichte so ausserordentlich eigenthümliche und in Nichts auf die Phylogenie hinweisende Verhältnisse zeigt, wird man wohl oder übel den anatomischen Bau der Tunikaten vergleichend prüfen und bei der Beurtheilung der Verwandtschaft in den Vordergrund treten lassen müssen, ein Gesichtspunkt, der früher, freilich nach einer irrigen Orientirung des Tunikatenkörpers und unrichtigen Auffassung des Cellulosemantels, dazu geführt hat, die Mantelthiere dem Molluskentypus zuzuweisen.

Ich kann mich nun nicht zu dieser letzteren Auffassung bekennen, gegen welche die ganze Gruppe der Appendicularien zeugt, und glaube, dass die Entwicklung der geschwänzten Larve es gestattet, auf die phylogenetischen Verhältnisse zu schliessen und die Mesodermfrage mit einiger Wahrscheinlichkeit zur Entscheidung zu bringen. Wie ich oben bereits erwähnt habe, muss die Entwicklungsweise der Ascidien ohne geschwänzte Larve, bei der also ein freischwärmendes Stadium überhaupt fehlt, als eine von der phylogenetischen Reihe aus nahe liegenden Gründen am meisten abweichende aufgefasst werden. Die Aehnlichkeit mit der stark verkürzten Entwicklung der Knospen ist in diesen Fällen viel bedeutender. Die ganze Gruppe der Appendicularien und dann das Auftreten einer geschwänzten, pelagischen Larve in der Entwicklung von Doliolum scheinen mir wichtige Argumente dafür zu sein, dass jenes Stadium auf ein phylogenetisches zu beziehen sei. Denn man wird, wenn man nicht zu der etwas künstlichen Auffassung einer selbständigen Entstehung eines freien Larvenstadiums innerhalb der Gruppe der Dolioliden selbst seine Zuflucht nehmen will, die Doliolumlarve als durch Vererbung überkommen ansehen und annehmen müssen, dass die Larvenform der Ascidien phylogenetisch entstanden sei, bevor noch der Tunikatenstamm sich in die einzelnen Zweige gespalten hatte, kurz, dass dieselbe ein phylogenetisches Stadium repräsentire, aus welchem alle Tunikaten hervorgegangen sind. Wie bereits im vorhergehenden Abschnitte durch die Vergleichung des Generationswechsels und der Knospenformen wahrscheinlich gemacht wurde, hängen Salpen, Pyrosonen und Ascidien durch eine Larven ähnliche Form zusammen,

von welcher aus die Stammesentwicklung in die verschiedenen Aeste auseinanderlief, so dass von einer Vererbung einer im Ascidienstamme allmählig entstandenen Larvenbildung auf die anderen Abtheilungen nicht gut die Rede sein könnte.

Die Erörterung des anatomischen Baues der letzten gemeinsamen Stammform der jetzt lebenden Tunikatengruppen, welche im Wesentlichen auf der Ausbildungsstufe der Appendicularien und Ascidienlarven gestanden haben muss, würde uns in der Mesodermfrage nicht weiter bringen, als eine vergleichend anatomische Betrachtung der geschwänzten Tunikaten: eine sekundäre, von epithelialen Mesodermblättern umschlossene Leibeshöhle fehlt; in der primären liegt jederseits ein einschichtiger Muskelstreifen, der als mesodermal gedeutet werden muss, und ausserdem befinden sich in der Leibeshöhle noch vielgestaltete Zellen, die ein Mesenchym repräsentiren. Es finden sich also hier — wie kaum anderswo im Thierreiche — eine primäre Leibeshöhle und ein epitheliales Mesoderm vereint, und man wird für diese eigenthümliche Erscheinung, die bereits die jüngste gemeinsame Tunikatenstammform aufwies, nur durch die vergleichende Betrachtung der ontogenetischen Entwicklung der Ascidienlarven ein Verständniss gewinnen können.

Es werden die früheren Entwicklungsstadien der Larve auf phyletisch noch ältere Stammformen zu beziehen sein, und es muss so versucht werden zu erkennen, aus welchem Bildungsprozess die Mesodermstreifen der Appendicularien und freischwimmenden Ascidienlarven phylogenetisch entstanden sind.

Die ontogenetische Entwicklung hat ergeben, dass im hinteren Theile des Entoderms der Gastrula vier Streifen zu unterscheiden sind, die weiterhin sich von einander lostrennen und zu verschieden funktionirenden Gebilden werden. Der dorsale Streifen, der sich aus zwei Zellreihen zusammensetzt, wird zur Chorda und hat die physiologische Bedeutung eines Stützapparates; die beiden seitlichen bestehen aus je drei Zellreihen und sind muskulös; der ventrale, der zwei Zellreihen breit ist, hat keine selbständige physiologische Bedeutung. Es muss aber wohl angenommen werden, dass diese Zellen ursprünglich die Fähigkeit besessen haben, welche jetzt den verdauenden Zellen im vorderen Abschnitte des Entodermsackes des jungen Embryo zukommt, weil ihr Verhalten gegen die Tinktionsmittel ein ganz ähnliches ist und dann auch ihre Zusammengehörigkeit zu jenen auf jüngeren Entwicklungsstadien (conf. Taf. III Fig. 29—35) sehr deutlich ist. Durch die

Umbildungen, die im hinteren Leibesabschnitte vor sich gingen, schwand die Darmhöhle und der ventrale Zellstreif konnte nicht weiter verdauend resp. resorbirend funktioniren.

Es wäre nun zu untersuchen, ob nicht vielleicht die Entstehung der seitlichen Muskelstreifen und des dorsalen Chordastranges aus einem ähnlichen phyletischen Bildungsvorgang herzuleiten sei, wie er sich gegenwärtig bei Amphioxus findet.

Dieser Gesichtspunkt ist es, welcher von den Forschern vertreten wird, welche in den Ascidien degenerirte Wirbelthiere erkennen wollen und annehmen, dass der Degenerationsprozess durch ein Amphioxus ähnliches Stadium hindurchgegangen sei. Wäre dem wirklich so, dann müsste man die beiden seitlichen Mesodermstreifen als die Rudimente der beiden entodermalen Ausstülpungen betrachten, welche beim Amphioxus die sekundäre, enterocoele Leibeshöhle einschliessen und an der die Chorda berührenden Stelle die Muskulatur erzeugen. Die enterocoele Leibeshöhle wäre dann vollständig geschwunden, das Blastocoel wieder aufgetreten und würde später bei den alten Formen durch die Bindegewebszellen, welche eine gallertartige, cellulosehaltige Intercellularsubstanz absondern, an den meisten Stellen eingeengt worden sein, so dass sich die primäre Leibeshöhle auf Spalträume und Lücken reduzirt, welche ein echtes Pseudocoel oder Schizocoel repräsentiren.

Prüft man vorurtheilsfrei die Gründe, welche zu dieser Auffassung führen, so wird man zugeben müssen, dass dieselben sich eigentlich nur aus dem Vorhandensein des axialen Chordastabes herleiten. Die gleichbenannten Gebilde wurden von vorn herein bei Tunikaten und Amphioxus als homolog angesehen. Und indem man nun von der weiteren Voraussetzung ausging, dass das Auftreten der Chorda phylogenetisch der Bildung einer enterocoelen Leibeshöhle gefolgt sein muss oder höchstens gleichzeitig stattgefunden haben kann, wurde auch den Vorfahren der Tunikaten eine sekundäre Leibeshöhle zugeschrieben. Die Beziehungen der Tunikaten zu Amphioxus sollen später noch in einem besonderen Abschnitte besprochen werden. Was nun aber die phyletische Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien und Larven aus paarigen, den Coelomsäcken der Vertebraten zu homologisirenden Ausstülpungen anbelangt, so muss festgehalten werden, dass dafür in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien keine Beweise zu finden sind.

Wenn also auch in der Stammesentwicklung der Tunikaten kein Stadium mit einer enterocoelen Leibeshöhle vorhanden war,

so bliebe denn die Frage zu beantworten: waren die Wandungen des hinteren Theiles des Entodermsackes bereits zu der Zeit in die verschieden funktionirenden Streifen differenzirt als die ganze Entodermschicht noch eine gemeinsame Urdarmhöhle umgab oder entstand diese Differenzirung auch in der phylogenetischen Entwicklung erst dann, nachdem durch die eigenthümlichen, im ersten Theile dieser Arbeit ausführlich beschriebenen Vorgänge in der ontogenetischen Entwicklung die Kontinuität des hinteren Darmschlauches zerrissen worden war.

Ich halte nun diese letztere Ansicht für wahrscheinlicher und habe bereits früher darauf hingewiesen, dass ich Chorda und seitliche Mesodermstreifen im hinteren Leibesabschnitte der Tunikatenstammform durch besondere Verhältnisse entstanden glaube, welche dereinst in der ontogenetischen Entwicklung dieser Form auftraten. Es ist mir wahrscheinlicher, dass der dorsale und die beiden seitlichen Streifen im hinteren Darmabschnitte erst dann zu verdauen oder Nahrung zu resorbiren aufhörten, als sie nicht mehr mit derselben in direkte Berührung kamen. Es ist unschwer einzusehen, dass mit dieser Lageveränderung ein Wechsel in den Funktionen der betreffenden Zellstreifen leicht eintreten kann und eintreten muss, wenn dieselben für den Gesammtorganismus nicht bedeutungslos werden sollen. Das regulirende Prinzip dabei wird nach den von Darwin gegebenen, ein für allemal gültigen Gesichtspunkten leicht gefunden werden können; und es liegt im thierischen Bauplane selbst, dass in diesem Falle nur in der Medianebene ein Stützorgan und seitlich Muskel zur Entwicklung gelangt sind.

Es ist bis jetzt im Allgemeinen die Bedeutung von Veränderungen in der ontogenetischen Entwicklung einer Form für ihre phyletische Weiterbildung wenig betont worden, und man dachte sich diese in erster Linie durch Umbildungen bestimmt, welche an der ausgebildeten Form durch äussere Einflüsse hervorgebracht und vererbt würden. Glücklicherweise wird man jetzt in diesem Punkte etwas skeptischer und glaubt nur dann an eine Vererbung solcher erworbener Eigenthümlichkeiten, wenn durch dieselben oder vielmehr durch die äusseren Einflüsse im nemlichen Sinne auf die Beschaffenheit der Keimzellen eine Einwirkung geschehen ist. Denn das ist ja ohne Weiteres klar, dass die von einem Organismus erworbenen Eigenschaften, wenn nicht zugleich das Keimplasma eine Veränderung erfahren hat, bei den folgenden Gene-

rationen nur so lange immer wieder auftreten könnten, als die äussere Einwirkung, welche die Veränderung zu schaffen fähig war, thätig bleibt.

Im Allgemeinen wird — es braucht dies nicht erst durch Beispiele bewiesen zu werden — die bereits ausgebildete Form gegen äussere Veränderungen unempfindlicher sein als die in Entwicklung begriffene. Eine sehr geringe Einwirkung in embryonalen Stadien wird eine bemerkenswerthe Aenderung im Organismus der ausgebildeten Form zur Folge haben können [1]). Es ist unzweifelhaft, dass SCHMANKIEWITZ die Umformung der Artemia nicht hätte durch das Experiment beweisen können, wenn er nicht die Keimzellen selbst den veränderten Lebensbedingungen unterworfen und so auf ihre feinere Zusammensetzung verändernd eingewirkt hätte.

Wo die Geschlechtszellen auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe des Mutterthieres ihre Reife erlangen und nur ihrer Verschmelzung harren, wird die neue Generation von den vom Mutterthiere erworbenen Eigenthümlichkeiten im Allgemeinen unabhängiger sein. Bei den Salpen z. B. entsteht das Ei schon dann in der Kettenform, wenn diese erst als unbedeutende Anlage am Stolo sichtbar wird und erlangt seine Reife bevor noch die Salpenmutter ihre definitive Ausbildung gewonnen hat. Der Embryo wird also hier in seiner Ausbildung von den auf das Kettenthier wirkenden Einflüssen nur in unbedeutender Weise betroffen werden können. Wenn wir uns nun daran erinnern, dass phyletisch die Geschlechtsprodukte aus der Solitärform stammen und erst nach dem Auftreten der Knospen, wie es gegenwärtig in ähnlicher Weise in der ontogenetischen Entwicklung der Fall ist, in dieselben übergingen, so ist es klar, dass die Eier ursprünglich schon die Tendenz hatten, sich zu einer solitären Form zu entwickeln. Durch das Auftreten der Knospen und das Hineinrücken der Geschlechtszellen in dieselben wird diese Tendenz gar nicht oder doch nur sehr unbedeutend modifizirt worden sein, denn das ist doch das ursprüngliche Wesen der Knospung, dass ein Theil des mütterlichen Körpers, in welchem alle Organe vertreten sind, zu einem diesem ähnlichen Organismus sich auszubilden bestrebt ist. Bei dieser ungleichmässigen Theilung handelt es sich nur um die

[1]) Man findet einiges Hierhergehörendes in: SEMPER, „Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere." Leipzig 1880. Bd. I. p. 189 u. fg. und an vielen andern Stellen.

gebildet werden, welche die primäre Leibeshöhle durchwandern und verschiedene Formen annehmen. Die Muskelzellen besitzen, wie wir gesehen haben, vollständig die von HERTWIG für die Epithelmuskelzellen aufgestellten Kennzeichen und müssen daher als Mesoblastmuskelzellen angesehen werden. Später löst sich der Mesoblast der Larve auf und verwandelt sich in ein Mesenchym, wie dies bereits von KOWALEVSKY und VAN BENEDEN erwähnt wurde.

Die Brüder HERTWIG haben in ihrer bekannten Coelomtheorie die Tunikaten zu den Enterocoeliern gestellt und mit den Anneliden, Brachiopoden u. and. als Coelhelminthen vereinigt (No. 25 p. 134). Sie haben das wahrscheinlich in der Ueberzeugung gethan, dass die epitheliale Anordnung und histologische Beschaffenheit der Muskelzellen im Larvenschwanz auf ihre Entstehung aus entodermalen Ausstülpungen zu schliessen erlaubt und dass sie ursprünglich eine enterocoele Leibeshöhle begrenzt haben werden.

Wird es aber jetzt noch erlaubt sein, die seitlichen Mesodermstreifen als Mesoblast zu bezeichnen? Wenn man diesen mit einer enterocoelen Leibeshöhle nothwendig verbunden glaubt: dann offenbar nicht; wenn man damit aber nur die bestimmte epitheliale Anordnung des embryonalen Materiales zwischen den beiden primären Keimblättern bezeichnen will, dann ja. Fasst man „Mesoblast" in dieser weiteren Bedeutung auf, so darf man nicht vergessen, dass dasselbe verschiedenen genetischen Ursprungs ist. Die Appendicularien und Ascidienlarven besitzen dann zwar ein Mesoblast, können aber trotzdem nicht zu HERTWIG's Enterocoeliern gerechnet werden, weil ihnen eine sekundäre Leibeshöhle fehlt.

Engt man übrigens auch den Begriff „Mesoblast" dahin ein, dass man ihn nur für die epitheliale Anordnung des Mesoderms gelten lässt, bei welcher dasselbe eine von der primären Leibeshöhle gesonderte, sekundäre umschliesst, so wird sich dann wieder die Nothwendigkeit zeigen, für die Anordnungsweise der Mesodermstreifen bei den Tunikaten einen neuen Namen einzuführen. Denn die Mesodermstreifen unter Mesenchym zu subsummiren, wird doch nicht recht angehen, weil sie in offenbarem genetischem und morphologischem Gegensatze zu den bisher mit Mesenchym bezeichneten Bildungen stehen; und auch dann bleibt es doch noch immer fraglich, ob nicht auch dieser Mesoblast auf zwei verschiedenen Wegen phylogenetisch entstanden ist. Er ist nemlich ent-

weder aus Urdarmausstülpungen hervorgegangen und schliesst dann eine enterocoele Leibeshöhle ein; oder er hat sich aus zwei Zellstreifen entwickelt, die zu paarigen Säcken werden und ebenfalls eine sekundäre Leibeshöhle einschliessen, die aber im Gegensatze zur echten enterocoelen niemals mit der Urdarmhöhle in Verbindung gestanden hat. HERTWIG fasst die Bildung des Mesoblasts aus Darmdivertikeln als die ursprünglichere auf, aus welcher — wenn an einer monophyletischen Abstammung aller von HERTWIG als Enterocoelier zusammengefassten Bilaterien festgehalten werden soll — der Modus der Mesoblastbildung bei den Anneliden entstanden sein muss. Eine rein physiologische Ueberlegung und der Hinweis auf die Aktinien rechtfertigen wohl die Ansicht, welche in der Entstehung des Mesoblasts durch Faltenbildung den phylogenetisch älteren Prozess erkennt. Freilich stehen dem zahlreiche ontogenetische Thatsachen gegenüber, welche diese Bildungsweise gerade bei den Formen vorfinden lassen, deren Entwicklung im Allgemeinen eine stark cenogenetische zu sein scheint, weil nemlich das Gastrulamaterial in eine ganze Anzahl homodynamer Theile zerfällt. Die Art und Weise des Wachsthums und der Entwicklung der Embryonen und Larven mit annelidenartiger Bildung der Mesodermstreifen macht dagegen den Eindruck eines ursprünglicheren Modus.

Ich will mich hier auf eine weitere Erörterung dieser Frage nicht einlassen und möchte nur hervorgehoben haben, dass die enterocoele Leibeshöhle bei annelidenartiger Bildung des Mesoblast mit der Urdarmhöhle nie kommunizirt. Wenn eine direkte Kommunikation nun auch bei vielen Vertebraten nicht nachgewiesen werden konnte, so wird man bei diesen in der Bildungsweise des Mesoderms die cenogenetischen Einflüsse nicht verkennen können und sich zur Annahme der Auffassung hierfür entschliessen müssen, welche O. HERTWIG (No. 24) neuerdings wieder glänzend vertheidigt hat. Bei den Anneliden, bei welchen die paarige Mesodermanlage aus zwei grossen embryonalen Zellen sich herleitet, die manchmal sogar schon im Blastulastadium als differente Elemente sich erkennen lassen, liegen die Beziehungen zu der Bildungsweise der enterocoelen Leibeshöhle durch Urdarmdivertikel nicht so klar zu Tage.

Ebensowenig wie also der Mesoblast, im weiteren Sinne des Wortes aufgefasst, überall als eine durchaus homologe Bildung angesehen werden kann, sind auch die mannigfachen Formen, unter welchen das Mesenchym in den verschiedenen Thierstämmen auf-

tritt, aus Einer Wurzel herzuleiten. Das Mesenchym der Tunikaten, das sich in toto aus einem epithelialen Mesoderm bildet, ist bereits von VAN BENEDEN als sekundäres dem primären entgegengesetzt worden. Aber es wird vielleicht auch nicht gelingen, die verschiedenen Bildungsweisen des primären Mesenchyms auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. In der That scheint denn auch das Mesenchym, das bei gewissen Echinodermen und Spongien aus wenigen embryonalen Zellen entsteht, die als Mesenchymmutterzellen erkennbar sind, bevor noch die primäre Keimblätterbildung zum Abschluss gekommen ist und lebhaft an die Mesoblaststammzellen der Anneliden erinnern, verschiedenen Ursprungs zu sein von dem Mesenchym, das erst in späteren Entwicklungsstadien durch Austreten von Zellen aus den primären Blättern sich bildet, wenn deren Elemente den embryonalen Charakter bereits verloren haben. Spätere Untersuchungen werden darüber zu entscheiden haben und werden bestimmt so Manches, was wir als gleich oder ähnlich auffassen, als verschieden uns erkennen lehren. In dem gewiss gerechtfertigten Bestreben, die mannigfachsten Erscheinungen im Entwicklungsleben auf einander zurückzuführen, hält man gern eine Theorie schon deshalb für die richtige, weil sie die einfachste ist und bedenkt nicht, dass vielleicht die Wege, welche die Natur bei der Bildung des formenreichen organischen Lebens eingehalten hat, sehr verwickelte und verschlungene waren.

Und wenn ich schliesslich noch einmal die mannigfachen Formen, unter welchen das Mesoderm auftritt, neben einander stelle, so bleibt in erster Linie der fundamentale Unterschied zwischen Mesenchym und Mesoblast bestehen, mit der Einschränkung jedoch, dass mit diesen Worten nur ein rein morphologisches Verhalten gekennzeichnet ist, das nicht sofort auf eine gleiche Genese zu schliessen erlaubt. — Der Mesoblast entsteht erstens aus Urdarmdivertikeln; zweitens aus paarigen Mesoblastmutterzellen, die in der Nähe des Blastoporus liegen und schliesslich die Mesoblastsäcke hervorgehen lassen, welche die sekundäre Leibeshöhle einschliessen; drittens bei den Tunikaten direkt aus den seitlichen Wandungen des Urdarmes, indem dieselben durch eigenthümliche ontogenetische Vorgänge aus dem Verbande losgelöst werden. — Auf das Mesenchym will ich hier nicht nochmals zu sprechen kommen.

Die Bildung der beiden ersten Mesoblastarten ist mit der Entstehung einer neuen, sekundären Leibeshöhle verknüpft. Sollte

es sich später herausstellen, dass die beiden Mesoblast genetisch verschieden sind, so wird sich vielleicht auch die Nothwendigkeit zeigen, die Leibeshöhle der Anneliden nicht mehr als eine enterocoele zu bezeichnen. Die Mesoblastbildung der Tunikaten bedingt nicht das Auftreten einer sekundären Leibeshöhle, vielmehr bleibt die primäre bestehen, wird aber nicht nur durch den Peribranchialraum, sondern auch durch mesenchymatöse Bindegewebszellen und durch einen inneren Cellulosemantel bei einigen Formen erheblich eingeengt und muss dann als ein wahres Pseudocoel (vgl. HERTWIG No. 25 p. 23) angesehen werden.

III. Die Verwandtschaftsbeziehungen im Tunikatenstamme.

I.

Wenn ich in diesem Kapitel den Versuch unternehme, die Verwandtschaftsverhältnisse der Ascidien zu den pelagischen Tunikaten zu erörtern und die mannigfachen Formen derselben auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen, so wird zunächst die Frage nach dem Zusammenhange dieser mit andern Thierstämmen unberücksichtigt bleiben. Ich meine, dass wir dadurch von vorn herein eine gewisse Objektivität uns wahren und weniger dem Irrthume ausgesetzt sein werden, durch die vorgefasste Ansicht, die Tunikaten auf Wirbelthiere, Würmer oder Mollusken zurückzuführen, die morphologischen Unterschiede innerhalb des Typus selbst anders zu beurtheilen, als es in der Natur der Sache gelegen ist. Wir beginnen mit der Vergleichung der Ascidien unter einander und mit der Beziehung ihrer Larvenform zu den Appendicularien. Hierauf wenden wir uns zur Besprechung der Pyrosomen, der Dolioliden und Salpen.

Man pflegt die Ascidien in zwei Gruppen zu bringen. Die eine umfasst die stets solitär bleibenden Formen, die andere diejenigen, welche durch das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung die Fähigkeit erlangen, Stöcke zu bilden. Von dieser zweiten Gruppe, den komposîten Ascidien, trennt man diejenigen Formen, deren einzelne Stockindividuen mehr isolirt bleiben und nicht durch den äusseren Cellulosemantel mit den benachbarten Individuen zu einer Masse verschmelzen. Ganz ungerechtfertigt aber ist es jedenfalls, wenn man die socialen Ascidien den einfachen beizählt.

Wenn bei dieser Klassifikation der Ascidien die Art der ungeschlechtlichen Vermehrung zum obersten Eintheilungsprinzip erhoben ist, so wird dadurch, wie ich meine, den phylogenetischen Verhältnissen Rechnung getragen. Die einfachen und zusammengesetzten Ascidien sind jedenfalls zwei divergente Zweige des Ascidienstammes, wie ich dies des Oefteren bereits betont habe, und ich kann demnach die Ansicht derjenigen nicht theilen, welche glauben, dass in einem natürlichen System der Ascidien die einfachen und zusammengesetzten Formen unmöglich getrennt werden dürfen. Die einfachen Ascidien stehen nicht nur durch den Mangel der ungeschlechtlichen Vermehrung den zusammengesetzten scharf gegenüber, sondern zeichnen sich auch durchwegs durch einen komplizirteren Bau bei bedeutenderer Körpergrösse aus. Es lag nahe, diese Eigenthümlichkeiten mit einander in einen inneren Zusammenhang zu bringen. Die Individuen der Synascidien bleiben morphologisch auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen; aber nichts wäre verkehrter, als wenn man daraus schliessen wollte, dass die solitären Ascidien von kompositen abstammen, d. h. dass sie einst ebenfalls sich ungeschlechtlich vermehrt, diese Fähigkeit aber verloren hätten. Das aber muss zugegeben werden, dass die solitären Formen einst viel einfacher gebaut waren und mit den Synascidien von einer letzten gemeinsamen Stammform herzuleiten sein werden, welche auf der Organisationsstufe stand, von welcher sich die Individuen der zusammengesetzten Ascidien gegenwärtig nur wenig entfernt haben. Reiner noch wird diese letzte Stammform durch eine eben festgesetzte Larve repräsentirt, bei welcher der Larvenschwanz bereits zu einem Zellhaufen degenerirt ist. Der Darmtraktus schied sich in Kiemendarm und verdauenden Abschnitt. Ersterer war von dem Peribranchialraum beinahe vollständig umwachsen und von wenigstens zwei Kiemenspaltenreihen durchbrochen; kurz, es lässt sich leicht die Stammform der Ascidien konstruiren, wenn man die eben festgesetzte Larve einer Ascidie — ungefähr auf dem für Clavelina auf Taf. VI Fig. 57 abgebildeten Stadium — schematisirt und, wo es noch nöthig sein sollte, die allen Ascidien gemeinsamen Organe einträgt. Nichts aber beweist, dass bereits diese den beiden Ascidiengruppen gemeinsame Stammform Knospen entwickelt hätte. Vielmehr ist es wahrscheinlicher, dass die Verwendung des eingezogenen Schwanzmateriales nach zwei Richtungen hin erfolgte. Das dadurch in ganz ausserordentlicher Weise ermöglichte Wachs-

thum führte einerseits zur Knospenbildung, andererseits zu grösseren, komplizirter gebauten Einzelindividuen.

Schwieriger ist es freilich, die stockbildenden Ascidien in natürliche, der phylogenetischen Entwicklung entsprechende Abtheilungen zu bringen. Es wird sich sofort die Frage erheben, welche Stellung den socialen Ascidien zuzuweisen sei. GIARD hat dieselben mit den Botrylliden als Catenatae vereinigt, obwohl auch ihm die Art der Knospung für die Beurtheilung der systematischen Stellung durchaus massgebend ist (GIARD No. 14). Ich glaube aber, dass GIARD die Art der Knospenbildung bei den Botrylliden nicht richtig beurtheilt hat, und dass er selbst nunmehr dahin kommen würde, diese Verwandtschaft wieder zu lösen und seine beiden Familien der Clavelinidae und Perophoridae zu einer eigenen Gruppe zu vereinigen. DRASCHE [1]) misst der Art der Knospenbildung eine nur untergeordnete Bedeutung für die Systematik bei und berücksichtigt bei seiner Eintheilung mehr die Organisation der einzelnen Individuen u. z., wie er selbst zugibt, in erster Instanz die Lage der Geschlechtsorgane. So löst er denn die Gruppe der socialen Ascidien vollständig auf und bringt sie in drei Familien, welchen er zum Theil auch echte komposite Formen zurechnet.

Dass in dem Bau der einzelnen Individuen unter den socialen Ascidien sehr bedeutende Unterschiede bestehen, ist unleugbar; und es muss vielleicht zugegeben werden, dass die Organisationsverschiedenheit zwischen einer ausgebildeten Clavelina und Perophora bedeutender ist als zwischen dieser und manchen kompositen Ascidien mit gemeinsamem Cellulosemantel. Trotzdem glaube ich, dass die socialen Ascidien einen besonderen Seitenzweig in der phylogenetischen Entwicklung der Ascidien bilden. Denn ich bin überzeugt, dass die eigenthümliche Bildungsweise der Knospen an Stolonen, die im Gegensatze zu allen andern Synascidien zu isolirt bleibenden Stockindividuen führt, gemeinsamen Ursprunges ist und kann nicht annehmen, dass eine derjenigen Knospungs- und Stockbildungsarten der Synascidienspecies, mit welchen man die Repräsentanten unserer socialen Ascidien vereinigen will, aus der stolonialen entstanden sei.

Wie ich oben ausgeführt habe, ist als die Stammform aller stockbildenden Ascidien eine höchst einfach gebaute, festsitzende

---

[1]) R. DRASCHE, „Zur Classification der Synascidien.“ Zool. Anz. Nr. 128.

Form zu denken, welche — im Gegensatze zur Stammform der einfachen Ascidien — die Tendenz hat, das Plus von Wachsthumsenergie in einer Art Theilung des Individuums d. i. in der Knospenentwicklung zu verwerthen. Die Entstehung der Knospen und deren Entwicklung zu neuen Thieren wird ebenfalls ein langwieriger phylogenetischer Prozess gewesen sein, in welchem die natürliche Auslese als regulirendes Prinzip wirksam war. Wie ich nun im ersten Kapitel auseinandergesetzt habe, scheinen mehrere Wege eingeschlagen worden zu sein, um durch die Knospenbildung das neue Individuum zu erzeugen, und ein solcher ziemlich isolirter Weg dürfte auch zur stolonialen Knospung geführt haben. Gleichzeitig damit ging aber, allerdings in etwas beschränkterem Masse, phylogenetisch die Weiterbildung in der Organisation der Einzelindividuen vor sich, die im Wesentlichen auf ein weiteres Vor- und Umwachsen des Peribranchialraumes, einen Wechsel in der Gestalt und Zahl der Kiemenspalten u. s. w. hinausläuft. Die phylogenetische Entwicklung der Knospe und der Organismus der Einzelindividuen stehen nothwendiger Weise mit einander in Correlation. Ist man nun der Ansicht, dass es leichter sei, diese Schwankungen in der Organisation der Individuen innerhalb einer phylogenetischen Reihe, die durch die Ausbildung einer bestimmten Knospungsart vorgezeichnet ist, zu erklären als umgekehrt anzunehmen, dass die Art der Knospung eine rascher wechselnde sei und demnach die Umbildung in der Organisation der Individuen den phylogenetischen Entwicklungsgang bestimme: so wird man der Gruppe der socialen Ascidien als einem phylogenetisch entstandenen Seitenzweig der zusammengesetzten Ascidien die systematische Bedeutung nicht absprechen können. Doch wird man sich hüten müssen, die Art der Knospenbildung bei der systematischen Einordnung als allein massgebend zu betrachten, denn es kann sehr gut der Fall sein, dass in der Knospung nachträglich Modifikationen bei solchen Spezies auftraten, die in der That nächste Verwandte sind. —

Lassen sich also die Ascidien von einer letzten gemeinsamen Stammform ableiten, deren Bau wir ungefähr in einer eben festgesetzten Larve in der ontogenetischen Entwicklung wiederfinden, so wird man die gemeinsame Vorfahrenreihe von da aus zu einem freischwimmenden, Larven ähnlichen Stadium zurückverfolgen können und auf die Stammform der Ascidien und Appendicularien stossen. Die Uebereinstimmung der geschwänzten Ascidienlarve mit Appendicularien ist niemals ernstlich in Zweifel gezogen wor-

den, und LEUCKART[1]) hat vor dreissig Jahren diese für Entwicklungsstadien von Ascidien ansehen können, deren Festsetzung noch nicht beobachtet sei. Es wäre überflüssig, wenn ich hier den Vergleich nochmals durchführen wollte, und es wird genügen, wenn ich auf die am Schlusse dieses Abschnittes gegebene Tabelle verweise, aus welcher die Homologien der Organe sofort ersichtlich werden. Nur Eines muss ich hier noch erwähnen: die Uebereinstimmung des Peribranchialraumes der Ascidien mit den beiden Atrialgängen der Appendicularien. Bei den Ascidien entstehen bekanntlich zwei seitliche Ektodermeinstülpungen, welche den Kiemendarm umwachsen und zum Peribranchialraum werden, indem die beiden Einstülpungsöffnungen dorsalwärts vorrücken und zu einer unpaaren Egestionsöffnung verschmelzen. Bei den Appendicularien treffen wir somit die Verhältnisse dauernd, die bei den Ascidien nur vorübergehend in der Embryonalentwicklung durchlaufen werden. Die beiden Atrialgänge sind den beiden Peribranchialbläschen homolog, und die beiden Spalten des Kiemendarmes, in welche sich die Gänge bei den Appendicularien öffnen, sind den beiden ersten Kiemenspalten der Ascidenembryonen, die sich oft durch bedeutendere Grösse auszeichnen, direkt zu vergleichen. —

Seit CUVIER ist die Zusammengehörigkeit der Ascidien und der freischwimmenden Tunikaten nicht mehr in Zweifel gezogen worden. Der äussere Cellulosemantel, die Verwendung des vorderen Darmabschnittes als Athemwerkzeug, der ventrale Endostyl, das dorsale Ganglion, das alles sind zu sehr in die Augen springende Aehnlichkeiten, als dass sie nicht sofort hätten erkannt werden müssen. Trotzdem stösst man aber, sobald man daran geht, den Vergleich zwischen den verschiedenen Formen durchzuführen, auf Schwierigkeiten. Die Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte der pelagischen Tunikaten sind sowohl in Bezug auf die Embryonalentwicklung als auch die Knospung so ausserordentlich widersprechende, wie kaum in einer andern Thiergruppe, so dass man nothwendiger Weise unter ihnen von einem theoretischen Gesichtspunkte aus eine Auslese treffen muss, wenn man die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse überhaupt zur Beurtheilung der Verwandtschaftsfrage herbeiziehen will. Die Hauptschwierigkeit liegt in der Beurtheilung des Kiemenbandes der Salpen, dem Vergleiche desselben mit dem Respirationsorgane der Ascidien und der Zurückführung auf die Verhältnisse der Stammform.

---

[1]) R. LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen. Salpen und Verwandte.“ 2. Heft p. 90. Giessen 1854.

Bei den Pyrosomen ist die Uebereinstimmung mit dem Respirationsapparat der Ascidien eine sehr bedeutende. Es vereinigen sich die dorsalen Abschnitte der beiden Kloakalbläschen aber nur auf einer unbedeutenden Strecke zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung, während die distalen dorsalen Enden getrennt bleiben und nicht wie bei den Ascidien zu einem einheitlichen Peribranchialraum verschmelzen.

Bei Anchinia und Doliolum wird man nicht zweifelhaft sein, die Kloakalhöhle als dem Peribranchialraum der Ascidien homolog zu betrachten. Während bei diesen letzteren durch die ausserordentliche Ausdehnung der Peribranchialbläschen beinahe der ganze vordere Darmabschnitt umwachsen und von Kiemenspalten durchbrochen wird, ist dies bei Anchinia und Doliolum nur im hinteren Theile der Athemhöhle der Fall, weil die ektodermale Kloakaleinstülpung mehr nach hinten gerückt ist. Die unpaare Kloakaleinstülpung der Anchinia [1]) — für die Doliolumembryonen behauptet Ulianin [2]) die Entstehung der Kiemenlamelle durch Verwachsung zweier ektodermaler Einstülpungen — ist aus einer Verschmelzung der beiden Peribranchialbläschen, die ja in der ontogenetischen Entwicklung der Ascidien stets stattfindet, entstanden zu denken.

Obwohl nun bei den Salpen das Kiemenband nach Todaro's [3]) und Salensky's (No. 51) Mittheilungen ganz aus entodermalen Falten sich bildet und als eine dieser Gruppe eigenthümliche Bildung angesehen werden müsste, lässt sich doch andrerseits aus Brooks' [4]) Beobachtungen eine andre Auffassung gewinnen, welche bereits vielfach angenommen wurde. Darnach entsteht die Kloakalhöhle aus ektodermalen Einstülpungen, deren Basis mit der dorsalen hinteren Wand der Athemhöhle verwächst. In der Medianebene liegt das Kiemenband als das Resultat dieser Verwachsung, während rechts und links davon die beiden Zelllagen atrophiren und so jederseits gewissermassen eine kolossale Kiemenspalte entstehen lassen, durch welche Athemhöhle und Kloake kommuniziren, welch' letztere dem Peribranchialraum und speziell dem dorsalen Theile desselben bei den Ascidien homolog ist. Der verschiedene histologische Charakter der dorsalen und der ven-

---

[1]) Korotneff Nr. 28 p. 52.

[2]) Ulianin, „Ueber die embryonale Entwicklung der Dolioliden" p. 476.

[3]) Todaro, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe." Roma 1875. p. 748, 750.

[4]) W. K. Brooks, „The development of Salpa" p. 322.

tralen Partie des ausgebildeten Kiemenbandes dürften dann auf die ektodermale oder entodermale Entstehung zurückzuführen sein. Das Kiemenband stellt also ein einfaches Rohr dar, das einen Theil der primären Leibeshöhle umschliesst, in welchem die Blutkörperchen cirkuliren.

Wenn somit in der Organisation der verschiedenen pelagischen Tunikatenformen und der Ascidien eine Uebereinstimmung herrscht, die zweifelsohne den nemlichen Bildungstypus beweist, wird es nun die Aufgabe sein, den wahrscheinlichen Gang der phylogenetischen Entwicklung der freischwimmenden, stockbildenden Formen zu verfolgen und das Verhältniss zu erörtern, in welchem diese zu dem Ascidienstamme stehen.

Im ersten Kapitel habe ich bereits erwähnt, dass Grobben (No. 15) die Phylogenie der Tunikaten erörtert hat und zu dem Resultate gekommen ist, dass die Dolioliden und Salpen von festgesetzten Synascidien abstammen. Den ersten Grund, der Grobben zu seiner Ansicht bestimmt hat und der in der Schwierigkeit der Vorstellung liegt, Knospen- und Stockbildung an freischwimmenden Formen auftreten zu lassen, habe ich oben bereits besprochen. Ein zweiter liegt für ihn in dem anatomischen Verhalten des Peribranchialraumes zum Kiemendarm, das sich von den Ascidien an bis zu den Salpen in eine ziemlich kontinuirliche Reihe bringen lässt, wenn man die Stadien der Reihenfolge nach einschiebt, die bei Pyrosomen, Anchinia, Doliolum Mülleri und D. denticulatum angetroffen werden. Die komplizirtesten Verhältnisse, die sich bei den grossen, solitären Ascidien finden und in einer theilweisen Abschnürung des dorsalen Theiles des Peribranchialraumes als Kloake von seinen seitlichen Theilen bestehen, wird wohl auch Grobben kaum als den Ausgangspunkt der ganzen Reihe, sondern als eine nach besonderer Richtung hin erfolgte Weiterbildung des einfacheren Verhaltens bei dem eben festgesetzten phylogenetischen Stadium betrachten.

Wenn mir nun der erste Grund nicht zwingend erscheint, so möchte ich, bevor ich den zweiten für überzeugend erachte, zuerst noch untersuchen, ob die Verschiedenheiten in dem Verhalten des Peribranchialraumes sich nicht auch durch Umbildungen von einer freischwimmenden Stammform aus erklären lassen.

In der That fällt es sehr leicht, sich vorzustellen, wie durch verschiedene Wachsthumsmodifikationen der beiden ektodermalen Einstülpungen, welche, wie wir gesehen haben, der freischwimmen-

den Stammform der Ascidien und Appendicularien zukamen, die Kiemenbildungen der Pyrosoma, Anchinia, der Dolioliden und Salpen sich bilden konnten. Dass bereits bei der jüngeren Stammform aller acopen Tunikaten im Gegensatze zu den Appendicularien die beiden Atrialgänge zu einem einheitlichen Raume verschmolzen gewesen sein müssen, habe ich oben schon hervorgehoben, und Nichts lässt sich dagegen anführen, dass diese Stammform noch eine freischwimmende war, wie ja ein ähnliches Stadium thatsächlich in der Entwicklung von Clavelina existirt. Ich will nun hier nicht weiter ausführen, wie dieser einheitliche, dorsale Kloakalraum zum Peribranchialraum oder zur Kloake phylogenetisch sich weiter bildete, und nur darauf hinweisen, dass dieselben Prozesse in der ontogenetischen Entwicklung sich wiederfinden und dass es bei den solitären Ascidien schliesslich zu den komplizirtesten Endbildungen kommt. Die Ableitung der einfacheren Kiemenformen der Salpen und Doliolideu durch Rückbildung von denjenigen der Ascidien, findet in der Ontogenie keine Stütze. Wenn man die Thatsache, dass bei den Salpen die Egestionsöffnung in den ersten Entwicklungsstadien, ähnlich wie es bleibend bei den Ascidien der Fall ist, der Ingestionsöffnung näher liegt, in diesem Sinne verwerthet, so glaube ich, dass man aus ihr mehr folgert als sie in Wirklichkeit bedeutet.

Bei der Ableitung der pelagischen, stockbildenden Tunikaten aus festsitzenden Ascidien bleibt das Auftreten der Sinnesorgane bei den ersteren schwer verständlich, weil dieselben den letzteren durchaus fehlen. Es scheint mir auch für das Verständniss nicht viel gewonnen zu sein, wenn man behauptet, dass es dieselben Sinnesorgane seien, welche die Ascidienlarve besitze. Die Möglichkeit eines solchen Wiederauftretens zugegeben, so bleibt es dann doch wieder sehr seltsam, dass bei Pyrosomen das Auge [1]), bei der Doliolidenamme der Otolith, bei den Salpen wiederum das Auge [2]) auftritt, wenn diese Formen eine phylogenetische Reihe repräsentiren sollen.

---

[1]) Auf Taf. II. Fig. 8 E findet sich in Ussow's Arbeit (Nr. 55) für Pyrosoma gigas ausser dem Auge noch ein Otolith dem Ganglion anliegend gezeichnet.

[2]) H. Müller's (Zeit. f. w. Zool. Bd. IV p. 329) und Ussow's Deutung (No. 55 Fig. 6 u. 16 OB) des dem Ganglion anliegenden paarigen Gebildes als Gehörorgan scheint mir sehr problematisch und seine Homologie mit dem Otolith der Larven höchst unwahrscheinlich zu sein.

Freilich weichen in manchen Punkten, so namentlich der Muskulatur, die Dolioliden und Salpen vielmehr von den Ascidien ab als die Pyrosomen. Seltsam aber wäre dann auch das Wiederauftreten der freischwimmenden Larve bei den Dolioliden, die also das festsitzende Ascidienstadium, das sie phylogenetisch durchlaufen haben sollen, ganz überspringen. Gerade in der Entwicklungsgeschichte des Doliolum haben wir, wie ich fest überzeugt bin, *den palingenetischen Vorgang der Umbildung einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform in die Doliolum- und somit auch Salpenform erhalten.*

Gewiss ist es aber mit der Ansicht, welche die pelagischen Tunikaten von festgesetzten Synascidien herleitet, kaum in Uebereinstimmung zu bringen, dass wir weder bei Pyrosomen noch Dolioliden und Salpen auch nur ein einziges Gebilde finden, welches nur von festsitzenden Ascidien hätte erworben und auf die von ihnen abstammenden, freischwimmenden Formen vererbt werden können. Alle Organe, die bei den pelagischen Formen auftreten, sind entweder schon in der geschwänzten Larvenform vorhanden oder lassen sich leicht aus einer Weiterbildung erklären, ohne dass man dabei ein festsitzendes Stadium als Vorfahrenform annehmen müsste. Es wird dies aus der zum Schlusse gegebenen Tabelle ersichtlich sein. Weiter unten wird noch der eine Punkt erörtert werden, den man hier als Beweis heranzuziehen geneigt sein könnte, dass nemlich die Degeneration des Larvenschwanzes, die bei Doliolum noch jetzt in der ontogenetischen Entwicklung vor sich geht, nur so erklärt werden könne, dass man für alle diese Formen ein festsitzendes Vorfahrenstadium annimmt, durch welches die Rückbildung herbeigeführt wurde.

Von einem andern Gesichtspunkte aus habe ich es im ersten Abschnitte wahrscheinlich zu machen versucht, dass auch die Knospenentwicklung und der dadurch bedingte eigenthümliche Entwicklungscyklus der pelagischen Tunikaten gewiss nicht nothwendig von festgesetzten Ascidien her durch Vererbung überkommen angesehen werden müssen; es schien uns im Gegentheile wahrscheinlicher, dass dieselben bei Pyrosomen und Salpen selbstständig entstanden seien.

So scheinen mir denn die Thatsachen mit Sicherheit darauf hinzuweisen, dass all' die verschiedenen Formen im Tunikatenstamm direkt von einer freischwimmenden, Appendicularien oder Ascidienlarven ähnlichen Stammform sich herleiten und dass es

unnöthig ist, die stockbildenden, schwimmenden Mantelthiere von den Ascidien aus in einer phylogenetischen Reihe durch Pyrosoma-Anchinia-Doliolum zu den Salpen zu führen.

Und jetzt nur noch einige Worte über diesen Zweig des Tunikatenstammes. Wenige Zeit nachdem die Appendicularien, die sich in der Organisation nur wenig von der alten Stammform unterscheiden, sich abgespalten hatten, lief die phylogenetische Entwicklung in den Ascidien- und Salpenstamm auseinander. Von der Abtrennung der Appendicularien an begann die Rückbildung des Schwanzorganes, ein Prozess, der für die gesammte Weiterentwicklung von eminentester Bedeutung war. Im Ascidienstamm ist damit die Festsetzung verbunden; im Salpenstamm bleibt trotz der auftretenden Degeneration des Ruderorganes die freischwimmende Lebensweise möglich, weil gleichzeitig im vorderen Leibesabschnitte wesentliche Umbildungen aufzutreten begannen, welche die lokomotorische Funktion des hinteren Körperabschnittes übernehmen konnten. Es gehört hierher in erster Linie das Auftreten mächtiger Muskelreifen, durch deren kräftige Kontraktionen das Wasser aus der Kiemenhöhle in die Kloake und nach aussen getrieben und auf diese Weise der Körper vorwärts gestossen wird. Man wird sich hier erinnern müssen, dass bei den Ascidien die Muskulatur aus den Mesenchymzellen sich bildet und dass diese vorzüglich durch die aufgelösten Elemente des Larvenschwanzes bereichert werden. Im Salpenstamm tritt in der ontogenetischen Entwicklung nur bei Doliolum die geschwänzte Larvenform auf, aber der Degenerationsprocess ist hier zu wenig eingehend verfolgt worden, um zu bestimmen, ob die breiten Muskelbänder theilweise sich auch aus Material aufbauen, das dem Larvenschwanze entstammt. Beiläufig finde auch hier die Bemerkung Platz, die sich eigentlich aus der oben vertretenen Auffassung von selbst ergibt, dass die mächtigen Ringmuskelbänder der Dolioliden und Salpen Neubildungen sind und bei den Ascidien kein Homologon haben. Ob der breite Ringmuskel, der bei einigen Appendicularien anzutreffen ist, schon der Stammform zukam, dann im Ascidienstamme bei der Festsetzung gänzlich rückgebildet wurde, im Salpenstamme dagegen gerade durch mächtigere Entwicklung die freischwimmende Lebensweise trotz Degeneration des Ruderschwanzes ermöglichte, ist zwar nicht ganz sicher, aber doch sehr wahrscheinlich.

Im Salpenstamme machte sich, trotzdem die freischwimmende Lebensweise beibehalten werden konnte, sehr bald die Tendenz zur Knospenbildung bemerkbar, während dieselbe im

Ascidienstamme erst nach der Festsetzung auftrat. Ich glaube, dass man den Kraftaufwand bei einer freischwimmenden Bewegung im Wasser nicht allzuhoch anschlagen darf; er ist bei Thieren von nahezu dem spezifischen Gewichte des Wassers nicht sehr bedeutend. So ist es denn immer noch möglich gewesen, dass durch die Degeneration des Schwanzes genug Material — ernährendes und, wie es scheint, auch formatives — geschaffen wurde, um nicht nur die Umbildung des vorderen Körperabschnittes zu einem bewegungsfähigen Organismus, sondern auch das Auftreten von Knospen zu ermöglichen. Wenn es nach dieser Erörterung dann vielleicht seltsam erscheint, dass bei den festsitzenden Ascidien nur die solitären Formen zu grossen, die kompositen dagegen nur zu kleinen Individuen sich auszubilden im Stande sind, bei den pelagischen Tunikaten aber trotz des durch die freie Bewegung geforderten Kraftaufwandes selbst Kettenindividuen eine sehr bedeutende Grösse erlangen: so darf nicht übersehen werden, dass die Ernährungsbedingungen für ein freischwimmendes Thier unter allen Umständen ungleich günstiger sind.

Es trennten sich frühzeitig, wie ich glaube, vom Salpenstamme die Pyrosomen ab, welche noch nicht die ausgebildete Ringmuskulatur der Dolioliden und Salpen, einen unvollständig verschmolzenen Peribranchialraum und eine ganz eigenthümliche Knospengeneration zur Ausbildung bringen. Die geschwänzte Larvenform dürfte erst später in der ontogenetischen Entwicklung verloren gegangen sein, als die Bildung der Ascidiozooide am Cyathozooid ihrer jetzigen Form immer mehr sich näherte.

Später lief die phylogenetische Entwicklung in den Salpen- und Doliolidenzweig auseinander; Anchinia steht der Wurzel des letzteren näher als die andern Doliolumspecies. Den Salpen fehlt in der ontogenetischen Entwicklung das geschwänzte Larvenstadium; es kann dies unschwer mit der Entwicklung der Embryonen im Mutterleibe in Zusammenhang gebracht werden. Und vielleicht ist es gerade diese Art der Entwicklung, welche das freigewordene Thier befähigte, zu einer bedeutenderen Grösse heranzuwachsen und so die Kraftausgabe, welche durch den Mangel freischwimmender Jugendstadien erspart wurde, später zu einem mächtigen Wachsthume zu verwenden.

So ist also die phylogenetische Entwicklung im ganzen Tunikatenstamme von den Appendicularien aufwärts, sowohl im Salpen- als Ascidienstamme bestimmt durch den unaufhaltsamen Degenerationsprozess des hinteren Leibesabschnittes. Ich glaube nicht,

dass man ein Verständniss dafür gewinnt, wenn man die Rückbildung des Larvenschwanzes der Ascidie als eine Folge ihrer Festsetzung ansieht; vielmehr hiesse dies Wirkung und Ursache verwechseln. Zuerst begann das Ruderorgan allmählig zu degeneriren, und die phylogenetische Entwicklung konnte nur nach zwei Richtungen hin erfolgen. Die eine führte zu den festgesetzten Ascidien, die andere zu den Dolioliden und Salpen, welche freischwimmend blieben.

Mit Recht wird man nun aber nach dem Grunde fragen, der die Degeneration des hinteren Leibesabschnittes bei den Appendicularien ähnlichen Stammformen bedingte, um so eine bedeutende Weiterbildung des vorderen Abschnittes zu ermöglichen. Ich kann nicht glauben, dass diese Rückbildung durch irgend welche zufällige, äussere Einwirkungen hervorgerufen wurde, sondern es scheint mir dieselbe durch die gesammte Organisation jener Stammformen bedingt und nothwendig gewesen zu sein. Wenn es richtig ist, was ich im beschreibenden Theile dieser Arbeit bereits angedeutet habe und worauf ich später noch zurückkomme, dass der Larvenschwanz phylogenetisch aus dem zweiten Rumpfsegmente sich herausgebildet hat, so muss man bekennen, dass hier die natürliche Auslese aus einfachen Anfängen zu sehr komplizirten Endformen geführt hat. Und nun scheint es, dass die Natur in diesen letzten Stadien ihre umbildende Kraft erschöpft hat und dass dieselben in der That keiner weiteren Entwicklung mehr fähig gewesen sind. Nicht so der vordere Leibesabschnitt, der, wie ich glaube, aus der Verschmelzung des Kopf- und ersten Rumpfsegmentes hervorgegangen ist. Es lässt sich nun sehr gut einsehen, dass die Weiterentwicklung des vorderen Abschnittes die Rückbildung des hinteren bedingt haben konnte und um so rascher und intensiver erfolgte, je mehr der Degenerationsprozess fortschritt. Für das kausale Verständniss einer derartigen Entwicklung eines Körpertheiles auf Kosten des andern werden die Gesichtspunkte von eminenter Bedeutung sein, welche Roux [1]) neuerdings aufgestellt hat und welche in der That zum Verständniss mannigfacher Umbildungen in der phylogenetischen Entwicklung wesentlich beitragen. Und wenn man nun fragen wollte, warum gerade von jenem phylogenetischen Stadium an, bis zu welchem

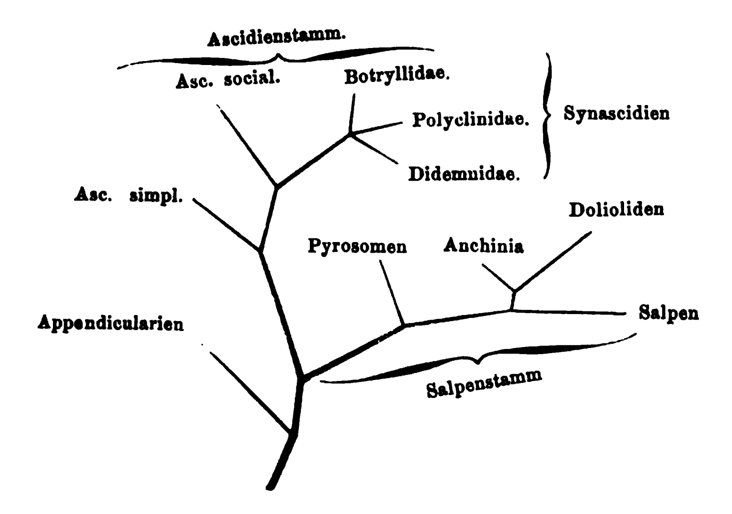
---

[1]) Roux „Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre". Leipzig 1881.

der hintere Leibesabschnitt in aufsteigender Entwicklung begriffen war, die Weiterbildung des vorderen in so bedeutendem Masse zu prävaliren beginnt, dass sie die Rückbildung des anderen hervorruft: so wird man vielleicht sagen müssen, dass bereits durch die eigenthümliche Weise wie die Bildung des Larvenschwanzes phylogenetisch zu Stande kam, seine Entwicklung nur bis zu einer gewissen Grenze möglich war.

Es ist hier derselbe Vorgang, welchen man als Korrelation der Organe zu bezeichnen pflegt, der in nur wenigen Fällen von uns in seinem kausalen Zusammenhange vollkommen verstanden wird und der eben darin besteht, dass das Auftreten oder Verschwinden von gewissen Eigenthümlichkeiten in dem einen Körpertheile nothwendig verbunden ist mit Veränderungen in einem andern, mögen dieselben nun rein morphologische sein oder gleichzeitig in einem Wechsel der Funktion bestehen. —

Ich gebe zum Schlusse dieses Abschnittes den Stammbaum der Tunikaten, wie er sich nach den Erörterungen in diesem und den vorhergehenden Kapiteln darstellt und füge eine Tabelle bei, aus welcher die Homologien der wichtigsten Organe bei den verschiedenen Formen ersichtlich sein werden.



Homologien der wichtigsten Organe der Tunikaten.

Appendicularien	Ascidienlarven	Ascidien	Pyrosomen	Dolioliden	Salpen
Kiemendarmhöhle			Athemhöhle		
Verdauungstraktus			Verdauungstraktus		
Flimmerbogen			Flimmerbogen		
Flimmergrube (entod.)			Flimmergrube (ektod.)		
—	—	Hypophysisdrüse	—	—	—
Gehirn	Sinnesblase	Ganglion (?)	Ganglion		Ganglion
—	Auge	—	Auge	—	Auge
Otolith	Otolith	—	Otolith	Otolith	--
Schwanzmuskel Nervenstrang Chorda		Nährmat. u. fr. Mesodz.	Elaeoblast		Elaeoblast
2 Atrialgänge	Kloakalbläsch.	Peribranch. u. Kloake	Peribranchr.	Kloake	Kloake
2 Spiracula	Egestionsöffnung.		Egestionsöffg.	Egestionsöffnung	
—	Längsmusk.	Muskelfaserzellen	Mesenchymmuskel	einzelne Mesenchymmuskelzellen	
Ringmuskel	—	—	(?)	Ringmuskelbänder	

II.

Wenn es nunmehr als sicher angesehen werden kann, dass alle Tunikaten, wie ich im vorhergehenden Abschnitte zu zeigen versucht habe, von einer freischwimmenden, Appendicularien ähnlichen Stammform abzuleiten sind, so wird sich jetzt die Frage nach dem Ursprunge derselben aufdrängen, um auf diesem Wege den phylogenetischen Zusammenhang der Mantelthiere mit andern Thierstämmen zu erkennen. Es wird bei dieser Erörterung nur von den embryologischen Thatsachen ausgegangen werden können, denn nur in der Ontogenie der Tunikaten dürfen wir hoffen, jene Vorfahrenreihe, sei es nun mehr oder minder cenogenetisch, wiederzufinden.

An verschiedenen Stellen in der vorliegenden Untersuchung habe ich von der These ausgehend operirt, dass die Ascidienlarve aus einem Kopf- und zwei darauf folgenden Rumpfsegmenten zusammengesetzt sei. Kopf und erstes Rumpfsegment seien zum Vorderleib der Larve verschmolzen, das zweite Rumpfsegment sei der Larvenschwanz.

Lassen nun die von Langerhans und Fol an Appendicularien und von Kupffer bei Ascidia mentula im Schwanze beobachteten eigenthümlichen Muskelverhältnisse und gangliösen Anschwellungen des Nervenstranges und dessen Seitenäste auf wirk-

liche Segmente schliessen und sind sie nicht etwa als pseudosegmentale Anordnung zu deuten, so wird man sich wohl genöthigt sehen, den Larvenschwanz der übrigen Ascidien, der zweifelsohne dem der Appendicularien in toto homolog zu setzen ist, aus dem zweiten und einer Anzahl nachfolgender Rumpfsegmente hervorgegangen aufzufassen. Die Zahl der verschmolzenen Segmente wird sich aber dann nicht mehr feststellen lassen; es müsste denn sein, man vertraute der Anzahl der zu einer Längsreihe angeordneten Muskelzellen der Mesodermstreifen bei der Annahme, dass — ähnlich wie bei Amphioxus — die Länge einer Muskelzelle einem Segmente entspricht. Die Variabilität der Zahl der Zellen im Larvenschwanze ein und derselben Spezies wird diesen Anhaltepunkt als etwas gar zu unsicher erscheinen lassen müssen. Nicht viel zuverlässiger ist die Zahl der gangliösen Anschwellungen des Nervenstranges.

Wie dem auch sei, so kann ich doch keinesfalls in Abrede stellen, dass sich die Auffassung, die in dem Ascidienschwanze mehrere verschmolzene Rumpfsegmente erkennt, vertheidigen lässt. So kann man auch in Bezug auf die horizontale Gliederung innerhalb des Tunikatentypus dann eine ziemlich vollständige Reihe aufstellen, die mit jenen Appendicularien beginnt, die auf die Verhältnisse beim Amphioxus in gewisser Weise hindeuten, durch ähnliche Befunde wie bei Ascidia mentula zu den übrigen Ascidien führt, an die sich die eigenthümliche Entwicklungsweise der Molgula anreiht, in welcher nur noch Kopf und erstes Rumpfsegment zur Ausbildung kommen, während die folgenden Segmente vollständig degenerirt in einem mesodermalen Zellhaufen wiederzufinden sind. Daran schliessen unmittelbar die Verhältnisse bei den Salpen an, bei denen der Elaeoblast im Hintertheile des Körpers des Embryo die degenerirten Segmente andeutet [1]).

Ich halte die Auffassung, dass der Larvenschwanz der Ascidien nur Einem Segmente gleichzusetzen oder aus einem solchen hervorgegangen sei, für wahrscheinlicher. Denn in der Entwickelungsgeschichte lassen sich keine bestimmten Andeutungen für das Gegentheil finden. Der hintere Leibesabschnitt, aus welchem sich der Ruderschwanz entwickelt und den wir in Fig. 31 auf Taf. III deutlich erkennen können, erscheint durchaus als ein einheitliches

[1]) Dass der Elaeoblast der Salpen dem rückgebildeten Larvenschwanze der Ascidien zu vergleichen sei, hat bereits SALENSKY (Nr. 48) betont.

Stück, in welchem auch nicht die Spur einer Gliederung wahrzunehmen ist. Selbst dann, wenn die Muskelzellen in vertikalen Reihen angeordnet wären, wie es nach REICHERT's Beobachtungen bei Botryllus violaceus der Fall sein soll, könnte dies kaum mit gutem Grunde als eine Segmentation angesehen werden. Denn zu dieser gehört mehr als die blosse Wiederholung einer vertikalen Zellreihe in der Richtung der horizontalen Körperaxe. Wenn auch zugegeben werden muss, dass es unter gewissen Verhältnissen möglich ist, dass ein Segment nur die Länge einer Zelle haben kann — wie ja bei Amphioxus in der That eine Muskelzelle sich durch ein ganzes Segment hindurchzieht — so ist es doch niemals die Wiederholung dieser Zellen allein, welche als Segmentation gedeutet wird. Bei Amphioxus wird diese Muskelzellanordnung durch einen ziemlich komplizirten Entwicklungsvorgang erreicht, bei den Ascidien aber wäre die vermeintliche Segmentation schliesslich nichts anderes als eine reihenweise Anordnung der seitlichen Entoblastzellen des jungen Embryo und man könnte es füglich nur als konsequent bezeichnen, wenn man eine einfache Gastrula, die sich aus regelmässig gelagerten Zellkränzen zusammensetzt, als gegliedert ansehen wollte. Die wahre Segmentation hat damit nichts zu schaffen.

Auf die Entstehungsweise des Larvenschwanzes aus dem zweiten Rumpfsegmente werde ich nach den früheren Erörterungen nicht nochmals zurückzukommen haben, und ich will hier nur daran erinnern, dass das zweite Rumpfsegment sich gegenwärtig als der hintere Abschnitt einer Gastrula darstellt, die auf der dorsalen, durch die Lage des Blastoporus bestimmten Seite in der ganzen Medianlinie einen nervösen Zellstreifen zur Differenzirung bringt. So wie gegenwärtig in der ontogenetischen Entwicklung dürfte auch in der phylogenetischen dieses Gastrula ähnliche Stadium das letzte gewesen sein, bei welchem der vordere und der hintere Abschnitt des Thieres wesentlich homomorph waren, denn von da ab schlug der hintere die eigenthümliche Entwicklung zum Larvenschwanze ein.

Man wird nun aber fragen, was denn zur Ansicht berechtige, dass der vordere Abschnitt der Ascidien aus einem Kopf- und Rumpfsegmente zusammengesetzt sei. Es kann nicht geleugnet werden, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau ebenso ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzten. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen,

so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und ebenso der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologisiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind: dann werden dieselben auch im Tunikatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. Denn wie im beschreibenden Theile ausführlich erörtert worden ist, bildet sich der vordere Abschnitt zur Tunikatenform durch ein einfaches Grössenwachsthum, das mit mannigfachen Faltungen der beiden Blätter verbunden ist, niemals aber durch eine Art von Knospenentwicklung, die als Segmentirung irgendwie gedeutet werden könnte.

Uebrigens hat man mehr als einmal versucht, in dem Tunikatenkörper eine ganze Reihe von Segmenten nachzuweisen, wie dies denn auch eine nothwendige Konsequenz der Dohrn'schen Degenerationstheorie ist, welche bekanntlich die Mantelthiere von gegliederten Vertebraten ableitet. Bei den Salpen und Dolioliden sind es die mesodermalen Muskelreifen, bei den Ascidien die Kiemenspaltenreihen des Entoderms, welche auf eine Segmentirung hindeuten. Schon dieser Unterschied wird, da der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen ist, genügen, um die Ueberzeugung zu erwecken, dass wir es nur mit pseudosegmentalen Bildungen zu thun haben. Zwei vollkommen gleichwerthige Abschnitte des Vorderleibes im ganzen Tunikatenstamme sind der respiratorische und der verdauende Theil des Darmtraktus; und ich würde kein Bedenken tragen, dieselben mit den beiden verschmolzenen Segmenten in Zusammenhang zu bringen, wenn nicht der verdauende Theil des Darmes ontogenetisch aus jenem ersteren sekundär hervorwüchse. Bei der ausserordentlich einfachen Organisation der ursprünglichen, Gastrula ähnlichen Stammform, auf welche Kopf- und Rumpfsegment in ihrem ersten Auftreten zurückzuführen sein werden, kann die Gliederung sich nur im Darm- und Nervenrohr [1]) bei gleichzeitigem Auftreten einer äusseren Einschnürung geäussert haben. Daher wird jene ursprüngliche Segmentation

---

[1]) Vielleicht dürfte das von Kowalevsky bei Didemnium styliferum entdeckte Eingeweideganglion von diesem Gesichtspunkte aus zu verstehen sein.

sich leicht verwischt haben können, so dass die beiden Theile im vorderen Körpertheile der Tunikaten sich jetzt nicht mehr mit Sicherheit unterscheiden lassen. Das hintere Rumpfsegment ist nur deshalb noch deutlich, weil es frühzeitig einen besonderen Entwicklungsgang eingeschlagen hat.

In Bezug auf den Ursprung des Kopf- und der Rumpfsegmente möchte ich hier noch Einiges hinzufügen. Alle Thierformen der Metazoen werden, wenn die Gasträatheorie, woran kaum zu zweifeln, richtig ist, von einer ungegliederten Stammform abzuleiten sein. Die Differenzirung in Kopf und Rumpf kann nun auf zwei Weisen phylogenetisch entstanden gedacht werden. Erstlich dadurch, dass durch die bestimmte Bewegungsweise nach einer Richtung hin die beiden Abschnitte an dem ursprünglich einheitlichen Organismus sich zu differenziren begannen, so dass also der vordere, als Kopf bezeichnete, und der hintere, der Rumpf, als zwei heteromorphe Theile eines ursprünglich einheitlichen Segmentes anzusehen sind. Zweitens lässt es sich vorstellen, dass der aus nur einem Segmente bestehende Thierkörper durch eine Art unvollständige Knospung [1]) ein zweites, vollkommen homodynames erzeugte, welche später zu den beiden dimorphen als Kopf und Rumpf bezeichneten sich umbildeten, welche allen Bilaterien zuzukommen scheinen.

Für die segmentirten Thiere scheint mir diese zweite Ansicht wahrscheinlicher zu sein, weil die Segmentation bei ihnen im Wesentlichen in einer Wiederholung des ersten Rumpfsegmentes besteht und sich diese besser begreifen lässt, wenn demselben eine selbständigere Individualität zukommt. Der segmentirte Organismus lässt sich dann seiner ursprünglichen Genese nach als eine Knospenkette auffassen, deren einzelne Glieder vollkommen homodynam sind und gleichzeitig bis auf eines homomorph. Ich glaube, dass diese Auffassung für die Thiere von echtem segmentalem Bau z. B. Anneliden zutreffend sein dürfte und möchte davon die Pseudosegmentation unterscheiden, welche darin besteht, dass ein seiner phylogenetischen Entstehung nach einheitliches Stück in Abschnitte

---

[1]) Ich will hier nicht erörtern, dass diese Auffassung eigentlich mit Haeckels ursprünglicher, in der generellen Morphologie vertretener Ansicht über das segmentirte Thier besser übereinstimmt als mit der späteren in der Monographie der Kalkschwämme, in welcher die segmentirten Thiere als stauraxiale, gegliederte Personen die dritte Abtheilung in der 3. Kategorie (Person) der morphologischen Individuen bilden.

zerfällt. Diese Pseudosegmentation kann sich unter Umständen nur auf einzelne Theile erstrecken und auch innerhalb eines wirklichen Segmentes auftreten, wie z. B. die pseudosegmentale Muskelanordnung im Larvenschwanze der Ascidien und wahrscheinlich auch der Appendicularien.

Es fällt nicht schwer, einzusehen, dass die Pseudosegmentation durch vielfache Uebergänge mit der Theilung und Strobilabildung verbunden sein wird, die sich von der ersteren dadurch unterscheiden, dass hier die Abschnitte selbständige physiologische Bedeutung erlangen und zu neuen Individuen werden. So kann man denn auch die Pseudosegmentation als unvollständige Theilung definiren. Sie wird ebenfalls auch mit der Knospenbildung unsegmentirter Thiere Aehnlichkeit haben müssen, weil eben Theilung und Knospung nicht durchaus scharf von einander zu scheiden sind. Der Genese nach ist die echte Segmentation, wie wir gesehen haben, wahrscheinlich auf die Knospenbildung einer unsegmentirten Stammform zurückzuführen, bei welcher aber die Knospe keine physiologische Selbständigkeit erlangte, sondern im Gegentheil sich zu einem Theile des Ganzen differenzirte und als erstes Rumpfsegment von dem zum Kopf gewordenen vorderen sich unterschied. So wird man die wahre Segmentation als eine unvollständige Knospung definiren können, bei welcher die beiden Stücke heteromorph werden. Man pflegt aber nur die Thiere segmentirt zu nennen, bei welchen ausser Kopf und Rumpf noch eine Anzahl homomorpher Abschnitte vorhanden sind, bei welchen also das erste Rumpfsegment noch eine Anzahl neuer knospt. Von dieser Knospung eines einzigen Segmentes, welche der wahren Segmentation den Ursprung gab, ist aber wohl die echte Knospung von solchen Thieren zu unterscheiden, die sich, wie z. B. der Ascidien- und Salpenkörper, aus zwei Segmenten, dem Kopf und Rumpf, zusammensetzen. Diese beiden Segmente sind aber schon sehr frühzeitig bei einer alten Stammform zur Bildung des vorderen Leibesabschnittes der Larven ähnlichen Form verschmolzen.

IV. Die Stellung der Tunikaten im System.

I.

Niemand von den älteren Beobachtern der Tunikaten zweifelte an der Richtigkeit der Cuvier'schen Auffassung über die Beziehungen der Tunikaten zu den Mollusken, und Gegenbaur stellte sie noch 1859 in der ersten Auflage seiner vergl. Anatomie (Nr. 11) zu denselben. Es beruhte, wie ja zur Genüge bekannt, die Zurückführung der Tunikaten auf den Molluskentypus auf einer falschen Orientirung des Tunikatenkörpers, an welchem Bauch und Rückenseite, Vorn und Hinten verwechselt wurden.

Hancock (Nr. 18) hatte 1850 bereits auf die Aehnlichkeit der Tunikaten mit den Süsswasserbryozoen hingewiesen, und noch in demselben Jahre vereinigte Milne-Edwards diese beiden Klassen unter dem Namen „Molluscoidea", den Claus in der zweiten Auflage seines Lehrbuches festhielt, während Gegenbaur die Tunikaten sammt den Bryozoen zu den Würmern stellte, eine Auffassung, welcher Haeckel in seinen um die Mitte der siebziger Jahre erschienenen Schriften beipflichtete. Huxley fügte 1853 den Molluskoiden als dritte Gruppe die Brachiopoden hinzu, gestützt auf Aehnlichkeiten, welche Owen (Nr. 46) schon 1835 zwischen diesen und Tunikaten erkannt zu haben geglaubt hatte. Alle diese Betrachtungen gehen von der Annahme einer vollständigen Homologie der Kiemenhöhle und der Lippenzapfen der Tunikaten mit dem Schalenraum und den Armen der Brachiopoden und der Tentakelscheide und den Tentakeln der Bryozoen aus.

Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Ascidien, die wir den bedeutsamen Untersuchungen Kowalevsky's und Kupffer's verdanken, hat in der Auffassung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tunikaten mit einem Schlage einen gewaltigen Umschwung eintreten lassen, so dass selbst die vorsichtigsten Forscher sich genöthigt sahen, dieselben sowohl von Würmern, als auch von Mollusken zu trennen und wenigstens zu einem neuen Typus zu erheben (Gegenbaur Nr. 12).

Auch K. E. Baer (Nr. 1, 1873) vermochte in seiner Gegenschrift die bedeutungsvollen entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht zu entkräften, und er stellt sich ausschliesslich auf den vergleichend-anatomischen und physiologischen Standpunkt, um die von Cuvier verfochtenen Beziehungen zwischen Tunikaten und Mollusken neu zu begründen. Baer's Versuch muss aber bei der

irrigen Voraussetzung einer Homologie zwischen den Siphonen der Mollusken und der Egestions- und Ingestionsöffnung der Ascidien, bei einer willkürlichen Definition von Rücken- und Bauchseite als verfehlt betrachtet werden und wurde denn auch in der That von vielen Seiten, unter anderen auch von SALENSKY, zurückgewiesen.

Der REICHERT'SCHEN Schule blieb es vorbehalten, die Richtigkeit der Beobachtungen KOWALEVSKY'S und KUPFFER'S anzuzweifeln und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tunikaten und Vertebraten vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte als unbegründet zurückzuweisen. Bereits von anderer Seite ist man der zum Theil recht anspruchsvollen Polemik entgegengetreten, und es wäre überflüssig, wenn ich hier auf DÖNITZ' (Nr. 6) Mittheilungen weiter eingehen wollte. Nicht unerwähnt darf bleiben, dass früher bereits GIARD sich gegen die Vertebratenverwandtschaft der Tunikaten erklärt hatte.

Dass durch die Untersuchungen KOWALEVSKY'S zwischen dem Entwicklungsmodus der Ascidien und des Amphioxus unzweifelhaft bedeutende Aehnlichkeiten aufgedeckt worden waren, konnte Niemand bezweifeln. Nur wurden den ähnlichen Vorgängen eine sehr verschiedene Bedeutung beigelegt. REICHERT betrachtet die Chorda und das Nervenrohr im Ascidienlarvenschwanz nur als analog den entsprechenden Gebilden der Vertebraten, und er fasst das Ergebniss seiner Untersuchung mit folgenden Worten zusammen: „Und dennoch hat man es nur mit einer physiologischen Analogie zu thun! Legt man den Massstab der Homologie an, so treten die morphologischen Unterschiede der in gewissen Leistungen übereinstimmenden Gebilde sofort hervor, und die vergleichende Anatomie hat am Schwanze der Ascidienlarven vielmehr ein kostbares Beispiel, um dem Anfänger den Unterschied zwischen analog und homolog verwandten Formen zu demonstriren. — Dem Schwanze der Ascidienlarven homologe Organe scheinen nur in den Ruderschwänzen anderer Tunikaten, bei den Larven der Dolioliden und bleibend bei Appendicularien vorhanden zu sein.“

Weitaus die grösste Mehrzahl der Zoologen aber fasste die Organe im Larvenschwanze als homolog denjenigen der Vertebraten auf und erkannte somit in den Tunikaten nahe Verwandte der Wirbelthiere. Ja, man glaubte in den Ascidien endlich die langvermissten Bindeglieder gefunden zu haben, durch welche die Avertebraten phylogenetisch zu Wirbelthieren aufgestiegen seien. Mit Recht wendete aber dagegen K. E. BAER ein, dass gerade die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen diese Auffassung nicht

bekräftigen, indem er sagt: „Die Hypothese ist doch biegsam. Nach dem gewöhnlichen Raisonnement ist das, was sich sehr früh in der Entwicklung zeigt, das Erbtheil von den frühesten Ahnen. Darnach müssten die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen und nicht umgekehrt.“ (Nr. 1, p. 7.)

Dies scheint für DOHRN der Ausgangspunkt in seiner bekannten Abhandlung: „Die Abstammung der Vertebraten und das Prinzip des Funktionswechsels“ gewesen zu sein, in welcher die Tunikaten und der Amphioxus als degenerirte Wirbelthiere betrachtet werden. Nothwendigerweise musste man sich dann nach anderen Vorfahren für die Wirbelthiere umsehen und fand solche in den Anneliden. KOWALEVSKY hatte bereits in seinen ausgedehnten embryologischen Untersuchungen auf die Aehnlichkeiten zwischen diesen beiden Thiertypen hingewiesen, und SEMPER gebührt in erster Linie das Verdienst, ein umfassendes Beweismaterial für diese Verwandtschaftsbeziehung vorgebracht zu haben. Auf der andern Seite anerkennt SEMPER nicht die Uebereinstimmung zwischen Amphioxus, Tunikatenlarven und Vertebraten und leugnet jede nähere Verwandtschaft der letzteren mit den Tunikaten, die er in die Nähe der Mollusken zurückversetzt.

Die Brüder HERTWIG haben neuerdings in ihrer Coelomtheorie die Tunikaten als sechste Gruppe der Coelhelminthen zu den Enterocoeliern gestellt. Obwohl sie sich darüber nicht aussprechen, scheint doch schon aus ihrer Tabelle (p. 134) hervorzugehen, dass sie die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien zu den Vertebraten nicht für so ganz nahe halten und sich DOHRN's Auffassung nicht unbedingt anschliessen.

Es wird sich nun zunächst empfehlen, die Aehnlichkeit der Entwicklung von Amphioxus und Ascidien zu prüfen und zu untersuchen, inwieweit dieselbe die Annahme einer inneren Verwandtschaft der Tunikaten und acephalen Vertebraten berechtigt. Denn auf die Aehnlichkeit der Embryonalentwicklung gründet sich die von DOHRN vertretene Degenerationshypothese. Dass der Amphioxus zu den Wirbelthieren zu stellen sei, scheint mir durch die neuesten entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse endgültig erledigt zu sein. Aber es gehört diese Frage ebensowenig in den Bereich dieser Untersuchung wie die nach dem Zusammenhange der Vertebraten mit gegliederten Würmern, und es soll hier nur der Versuch unternommen werden, für die Tunikaten, deren älteste Stammform wir im vorigen Kapitel als dreigliedrige, aus Kopf und zwei Rumpfsegmenten zusammengesetzte kennen gelernt haben,

zu irgend einem andern Thiertypus eine Verwandtschaftsbeziehung zu finden. Wie wir gesehen haben, war diese Stammform ausserordentlich einfach organisirt und über die Gasträaform noch nicht viel hinausgekommen. Das, was die einzelnen Segmente jener von dem Bautypus dieser unterschied, war vielleicht nur die Differenzirung eines Nervenrohres in der dorsalen Medianlinie. Möglicherweise besass diese Stammform wie HATSCHEK's Trochosphära ein Exkretionsorgan und einzelne Mesenchymzellen, die aber dann verschwunden sein würden.

Wenn es nach den vorhergegangenen Auseinandersetzungen schon ganz sicher wäre, dass die Tunikaten wirklich direkt aus einer solchen Stammform abzuleiten sind, so wäre es eigentlich dadurch schon bewiesen, dass sie unmöglich von Amphioxus und den niedersten Wirbelthieren durch Rückbildung entstanden sein können. Es soll aber hier noch die Grundlage dieser Degenerationshypothese selbst geprüft werden, damit es sich erweise, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht so klar und deutlich für eine Vertebratenabstammung sprechen, wie man von gewissser Seite gern anzunehmen geneigt ist.

II.

Durch die ausgezeichnete Untersuchung HATSCHEK's über die Entwicklung des Amphioxus (No. 19), welche KOWALEVSKY's Mittheilungen (No. 32 u. 33) ergänzt und an wesentlichen Punkten bereichert, ist eine sichere Basis geschaffen worden, die eine eingehende Vergleichung des Entwicklungsganges der Ascidien und der niedersten Wirbelthiere ermöglicht und uns bestimmtere Ansichten über die Verwandtschaft dieser beiden Thiergruppen gewinnen lässt.

In beiden Fällen ist die Furchung eine totale, keineswegs aber so reguläre, wie man dies früher allgemein annahm. Bei Clavelina zerlegt schon die zweite Furche den Embryo in ungleiche Theilstücke, bei Amphioxus tritt die Grössenverschiedenheit der Zellen erst später auf. Während aber bei Amphioxus die grossen Zellen, in der Achtzahl regelmässig den vegetativen Pol umlagernd, der späteren Rückenseite angehören und zum Entoderm werden, bedingen die beiden grossen Zellen bei Clavelina auf dem achtzelligen Stadium die bilaterale Symmetrie und bilden einen Theil des Ektoblastes. Dies beweist zur Genüge, dass die ungleichmässigen Furchungserscheinungen in beiden Fällen ganz verschiedenen Ursprunges sind.

Im Allgemeinen sind die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Ascidien bedeutend abgekürzter als bei Amphioxus, der in dieser Beziehung noch viel mehr auf die primären, durch die Theorie geforderten Verhältnisse hinweist. So sehen wir denn bei Amphioxus als das Resultat der Furchung eine aus zahlreichen, freilich nicht durchaus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Blastula, die durch einen Invaginationsprozess zur Gastrula wird. Erst an dieser konnte HATSCHEK den bilateral symmetrischen Bau nachweisen. — Bei unserer Ascidie liegen vom Beginne der Furchung an die Zellen ziemlich dicht aneinandergepresst, so dass man von einer Furchungshöhle kaum reden kann, und demgemäss auch eine deutliche Blastula nicht zur Ausbildung gelangt. Die Bilateralität der Larve konnte schon vom achtzelligen Furchungsstadium an verfolgt werden, und die sechzehn Zellen liegen in zwei Schichten zu je acht gruppirt, die beiden primären Keimblätter darstellend, übereinander.

In beiden Fällen erfolgt der Verschluss des Gastrulamundes, der ursprünglich den ganzen Rücken einnimmt, von vorn nach hinten zu; die Bildung des Nervenrohres beginnt hinten und schreitet nach vorn vor; die dorsalen, unter dem Nervenrohr liegenden Entodermzellen lösen sich aus dem Verbande der den Darmtraktus bildenden Elemente und entwickeln sich zu dem als Chorda bezeichneten Stützorgane. Zu beiden Seiten desselben entwickelt sich eine einzellige Schicht von Muskeln.

Damit ist die Aufzählung der Uebereinstimmungen erschöpft, und es wird nun zu prüfen sein, in wie weit dieselben zur Annahme einer inneren Verwandtschaft von Tunikaten und Vertebraten berechtigen.

Ich will nun gleich im Voraus bemerken, dass die Uebereinstimmung sich nur auf sehr frühe Entwicklungsstadien bezieht, wenn die junge Amphioxuslarve noch nicht den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo noch nicht den Typus eines Tunikaten zeigt. Das letzte, in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Stadium dürfte in Fig. 27 oder höchstens Fig. 28 wiedergegeben sein. Von da ab geht der Entwicklungsmodus in beiden Gruppen nach zwei differenten Richtungen auseinander.

Die Chorda entsteht bei Amphioxus aus einer dorsalen Darmausstülpung, deren Wände fest aneinander gepresst sind. Durch Verschiebung der Zellen erscheint die Chorda auf dem Querschnitt später aus vier sich durch die ganze Breite des Organes erstreckenden Zellen, endlich nur aus drei zusammengesetzt. Bei

Clavelina tritt die Anlage der Chorda viel früher, noch vor Vollendung des Gastrulastadiums auf. Sie setzt sich aus den beiden dorsalen Entodermzellstreifen zusammen, die mit dem Schwunde des Blastoporus aneinander gerückt sind. Der Querschnitt zeigt also zwei bilateral gelegene, nur die halbe Breite aber die ganze Höhe des Organes einnehmende Zellen, die sich weiterhin verschieben, so dass sich die Chorda als eine Zellreihe darstellt. Niemals erreicht die Ascidienchorda den komplizirten Bau wie die des Amphioxus.

Beim Amphioxus tritt die das Vertebrat charakterisirende horizontale Gliederung in einzelne Körpersegmente auf, während der Ascidienleib, wie bereits erwähnt, in einen vorderen Abschnitt und in einen Schwanztheil sich gliedert. Im ersteren Falle beruht die Segmentirung auf gewissen Faltungen der paarigen Mesoblastausstülpungen des Entoderms, während bei den Ascidien das Mesoderm zwar auch entodermalen Ursprungs ist, sich aber als zwei durchaus ungegliederte, einschichtige Zellstränge darstellt. Auf den verschiedenen phylogenetischen Ursprung beider Bildungen habe ich früher bereits hingewiesen. — Bei Amphioxus schliessen die Mesodermwandungen eine sekundäre, enterocoele Leibeshöhle ein, durch welche die primäre verdrängt wird; bei den Ascidien bleibt diese letztere stets bestehen, weil das dem Entoblast entstammende Mesoderm in seiner Anlage und auch weiterhin nur eine Zellschicht repräsentirt. Während bei den Anneliden durch Theilung der beiden grossen Mesodermmutterzellen ebenfalls zwei Zellstreifen entstehen, welche aber weiterhin zu epithelialen Zellsäcken sich umbilden und die primäre Leibeshöhle, in welcher sie ursprünglich gelegen waren, verdrängen, bleiben bei den Ascidien die seitlichen Mesodermstreifen einfach, und die im vorderen Abschnitte eintretende Zellvermehrung führt nur zur Bildung von freien Mesodermzellen.

Die der Chorda unmittelbar anliegenden Zellen des Mesoderms liefern bei Amphioxus und Ascidien die Muskulatur, aber die histologische Differenzirung ist äusserst verschieden. Bei Amphioxus scheidet jede Muskelzelle an der der Chorda zugekehrten Seite nur eine mächtige quergestreifte Fibrille aus, die sich so innig an die der vorhergehenden und nachfolgenden Muskelzelle anfügt, dass eine segmentale Unterbrechung nicht nachzuweisen ist und man eigentlich sagen kann, „dass eine Zellreihe eine gemeinschaftliche Fibrille ausscheide, die sich durch die Länge des Körpers kontinuirlich verfolgen lässt“ (Hatschek l. c. p. 65).

Den ganz differenten Bau der Schwanzmuskelzellen habe ich oben ausführlicher beschreiben müssen: eine jede Zelle scheidet sowohl an der äusseren als inneren Seite zahlreiche Fibrillen ab, von denen die oberen und unteren zu einander in einem spitzen Winkel verlaufen.

Diese eben angeführten Differenzpunkte in der Entwicklungsweise bei Amphioxus und Ascidien scheinen mir sehr wesentlich zu sein und dürfen bei der Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen nicht unberücksichtigt gelassen werden.

Homolog ist in beiden Fällen offenbar das Nervensystem, das in der That auch eine sehr bedeutende Aehnlichkeit der Entwicklungsweise zeigt. Hatschek hat ausser dem Auge ein wenig hinter demselben, im fünften Metamer einen zweiten Pigmentfleck im Nervenrohr des embryonalen Amphioxus entdeckt, und es ist vielleicht möglich, dass diese beiden Gebilde dem Auge und Otolith des Ascidienembryo homolog sind. Von den gleich benannten Sinnesorganen der Vertebraten sind aber diese durchaus verschieden.

Die Mesodermstreifen und die Chorda der Ascidien aber dürften mit dem Mesoblast und der Chorda des Amphioxus keinen gemeinsamen Ursprung haben und demnach auch nicht homolog sein. Es ist denn auch ebenso leicht zu begreifen, wie diese Gebilde bei den Ascidien phylogenetisch in ähnlicher Weise entstanden sein konnten wie sie gegenwärtig ontogenetisch sich bilden, als dieselben durch Rückbildung aus den gleich benannten, aber sehr verschieden gebauten Organen der Fische und des Amphioxus hervorgehen zu lassen. Im Gegentheile muss man sich, wenn man Dohrn's Ansicht für die richtige hält, über den ganz auffallenden Mangel jeglichen Bindegliedes zwischen Amphioxus und Appendicularien wundern und wird vergeblich versuchen, diese Degenerationsreihe irgendwie in der Ontogenie wiederzufinden, welche gerade einen ganz andern Entwicklungsgang andeutet. Zudem glaube ich, dass eine derartige Degeneration einen schwer vorstellbaren physiologischen Prozess darstellt. Es soll nemlich der Darmtraktus in einer grossen Anzahl von Rumpfsegmenten bis auf einen Zellstrang schwinden, dagegen die Chorda, das Nerven- und Muskelsystem, Organe also, die gerade nur vom Darm aus ernährt werden können, persistiren. Diese so bedeutend rückgebildeten Segmente sollen den Larvenschwanz bilden, der physiologisch nichts weiter mehr als ein Lokomotionswerkzeug repräsentirt.

So kehren wir denn zu unserer dreigliedrigen Stammform

zurück, bei welcher noch nicht Kopf und erstes Rumpfsegment zu dem einheitlichen Abschnitte verschmolzen waren, aus welchem sich der eigentliche Tunikatenleib ausbildet. Wenn die vorhin erörterte Auffassung von der Entstehung der Segmente durch eine Art unvollständige Knospenbildung richtig ist, so wird auch Amphioxus schliesslich auf eine dreigliedrige Stammform zurückzuführen sein. In den beiden Rumpfsegmenten derselben wird aber bereits der Mesoblast zur Anlage gekommen sein, denn sonst wäre sein vollständig gleichmässiges Auftreten in den folgenden durch Knospung aus den vorhergehenden entstandenen Segmenten schwer verständlich, zumal da gegenwärtig die Segmentirung sich nur in dem Mesoblast äussert. Wir werden also, um auf die gemeinsame Stammform des Amphioxus und der Tunikaten zu stossen, noch weiter zurückgehen müssen und zu einer zweigliedrigen Urform gelangen, deren einzelne Segmente ganz ähnlich gebaut waren und ausser den beiden primären Keimblättern vielleicht nur in der dorsalen Medianlinie eine nervöse Differenzirung des Ektoblastes und möglicherweise einzelne Mesenchymmuskel besessen haben werden.

Dass die Tunikaten eine solche Stammform besessen haben, habe ich bereits wahrscheinlich zu machen versucht, aber auch Amphioxus dürfte in seiner uralten, zweigliedrigen phylogenetischen Form so gebaut gewesen sein. Es scheint nemlich, dass der Mesoblast erst nach der Differenzirung in Kopf und Rumpfsegment in diesem letzteren allein aufgetreten sei, und auch Hatschek (Nr. 19 p. 56) gibt an, dass anfänglich im Kopfe kein Mesoderm sich bildet, sondern dass der Mesoblast des ersten Rumpfsegmentes jederseits einen langen Fortsatz in denselben hineinwachsen lasse. So ist also die zweigliedrige, aus Kopf und Rumpf zusammengesetzte Urform die letzte Stammform der Tunikaten und des Amphioxus, auf welche die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zu schliessen erlauben. Von dieser aus hat der Tunikatenstamm einen eigenen Weg genommen, indem das Auftreten des dritten Segmentes sehr bald mit einer Verschmelzung der beiden vorderen verbunden war.

Demnach wäre also der Vorderleib der Tunikaten auf zwei Segmente zurückzuführen, aus welchen von der gemeinsamen Stammform aus nach einer andern Richtung der phylogenetischen Entwicklung der Kopf — wofern dieser in der That nur Einem Segmente entspricht — und das erste Ursegment des Amphioxus entstanden sind. Der Larvenschwanz ist dem zweiten Ursegmente

desselben zu vergleichen und die weiteren Leibesabschnitte des Amphioxus finden im Tunikatenstamme kein Homologon.

Vertebraten und Tunikaten sind als zwei gesonderte Stämme einer gemeinsamen Wurzelform entsprosst. Ob der Amphioxus wirklich, wie DOHRN meint, ein degenerirter Fisch ist, der mit den echten Fischen durch Cyclostomen ähnliche Zwischenformen zu verbinden sei, oder ob er als Ausläufer einer phylogenetischen Entwicklungsreihe anzusehen ist, die frühzeitig von den aus der oben erwähnten Stammform zu Vertebraten führenden Formen sich abzweigte, lasse ich dahingestellt, wenngleich ich mich gerne für diese letztere Ansicht entscheiden möchte. Unmöglich aber kann ich im Amphioxus das Bindeglied sehen, das von den Vertebraten zu den Tunikaten geführt hat.

Jene zweigliedrige Stammform scheint aber auch die Ausgangsform für die gegliederten Würmer gewesen zu sein, und es ist sehr gut denkbar, dass die Vorfahrenreihe dieser und der Vertebraten noch eine ganze Strecke gemeinsam weiterlief. Das Nervenrohr der Tunikatenlarven würde dann in dem Bauchstrang der Würmer sein Homologon finden. Es stimmen damit sehr gut die Beobachtungen HATSCHEK's und KOWALEVSKY's (Nr. 34), welche darthun, dass das Bauchmark sich zwischen Mund- und Afteröffnung der Larve in der Region bildet, in welcher der weite Gastrulamund von hinten nach vorn zu zur Bildung einer oralen Gastrula sich geschlossen hat. Wie durch KOWALEVSKY entdeckt wurde, bildet sich in der entsprechenden Region bei den Ascidien das Nervenrohr; der weite Gastrulamund schliesst sich aber von vorn nach hinten zu, so dass der letzte Rest desselben an den hinteren Körperpol zu liegen kommt. Diese Gastrula ist aber mit der ursprünglichen, allen Metazoen als Stammform gemeinsamen nicht mehr vollständig homolog, denn sie vereinigt bereits das Material von drei Segmenten, welche durch zweimalige Knospung aus jener ursprünglichen entstanden waren. So sind die weitgehenden Veränderungen, welche den hinteren Abschnitt der Tunikatengastrula betrafen, möglich geworden.

Ueber Veränderungen der Membranen der Epidermiszellen und der Haare von Pelargonium zonale.

Von

Prof. Dr. C. Frommann.

Hierzu Tafel XIX und XX.

Bei Verfolgung der Vorgänge, welche sich an dem geformten Inhalt der Köpfchen der Haare von Pelargonium z. wahrnehmen lassen, war ich auf Veränderungen der Membranen der Haare und der Epidermiszellen aufmerksam geworden, die eine Bestätigung meiner früheren Befunde bezüglich des Gehalts der Membranen an geformten Protoplasma enthielten und mich desshalb zu ihrer genaueren Untersuchung veranlassten.

An den Epidermiszellen tritt am Querschnitt die Cuticula als ein heller, glänzender, feiner oder derberer, hie und da körniger oder mit kleinen Knötchen besetzter Saum der Aussenwand hervor. Die letztere ist in ihrer grössten Ausdehnung homogen oder zeigt eine dem Kontour des Querschnitts parallele, streifige Zeichnung. Hie und da enthält sie dagegen distinkte, sehr feine, theils ebenfalls dem Kontour parallele, theils quer und schräg zu demselben gerichtete Fäden oder fein und dicht granulirte, einzelne derbere Körnchen und Knötchen einschliessende Abschnitte, deren Körnchen hie und da nur die Knotenpunkte von sehr feinfädigen und engmaschigen Netzen bilden. Auch die Seiten- und Innenwand bieten stellenweise eine gleiche, von mir in ganz ähnlicher Weise an den Membranen der Epidermiszellen von Dracaena, Aloe und Rhododendron wahrgenommene Beschaffenheit dar. Die meist sehr schmalen, nur in Form eines fasrigen Saums vortretenden Speciallamellen sind ebenfalls häufig körnig oder mit

kleinen knotigen Prominenzen entlang ihres freien Randes besetzt. Entlang der Innenwand und der Seitenwände, seltener entlang der Aussenwand fehlt mitunter streckenweise eine Speciallamelle ganz. Die Fäden wandständiger Plasmaschichten setzen sich zum Theil unmittelbar in die Körnchen und Knötchen angrenzender körnig-fädiger Membranabschnitte fort. An Längsdurchschnitten tritt hie und da ebenfalls ein netzförmiges Gefüge hervor, häufiger aber nur eine sehr feine, dem Schnittrande parallele Streifung.

Sehr vereinzelt fanden sich schmale, helle, die Seiten- oder Innenwand durchsetzende Spalten.

Das geformte Plasma füllt die Epidermis- und die hypodermalen Zellen meist nur unvollständig aus, bildet mehr oder minder mächtige wandständige Schichten. Es enthält bald nur feine Körnchen wie feine und sehr kurze, mit den letzteren mehr oder weniger zahlreiche Verbindungen eingehende Fäden, bald ist das Gefüge ein ausgesprochen netzförmiges [1]). Vereinzelt finden sich längere feine oder derbere Fäden. Streckenweise enthalten die Zellen in ziemlicher Häufigkeit derbe, glänzende Körnchen und kleine Körner, welche die Grösse eines Kernkörperchens erreichen oder noch übertreffen, theils blass, theils ebenfalls glänzend und der Zellwand angelagert sind. Vereinzelte Zellen enthalten bräunliche, rundliche, etwas glänzende Massen, die innerhalb einer sehr feinen

---

[1]) Bei Besprechung der geschichtlichen Daten über die Lehre von der Struktur der Zellen sagt CARNOY in der kürzlich veröffentlichten Biologie cellulaire, Heft 1, S. 183, „Ce fut Frommann, qui attira spécialement l'attention sur cette structure fibrillaire et qui la considéra, des 1865 et 1867, comme une propriété générale de la matière vivante. HEITZMANN, de son côté, arrive bientot (1878) aux mêmes conclusions. Les vues de ces deux savants furent d'abord regardées comme extravagantes. Certaines de leurs assertions étaient en effet de nature à jeter le discrédit sur leurs travaux et, en tout cas, leurs observations étaient tout à fait insuffisantes pour justifier leurs généralisations“.

Wenn CARNOY sagt, dass gewisse Behauptungen von mir geeignet gewesen wären, meine Arbeiten zu diskreditiren und dass meine Beobachtungen nicht genügt hätten, um die aus denselben abgeleiteten Generalisationen zu rechtfertigen, so muss ich ihn bitten, dass er mir diese Behauptungen citirt und nachweist, welche Generalisationen ungerechtfertigt gewesen sind. Ich habe, wie ich wiederholt schon hervorgehoben, aus den damals gemachten Beobachtungen nur die Vermuthung abgeleitet, dass den thierischen Zellen in weiterer Verbreitung eine fädige resp. Netzstruktur zukomme, aber nicht behauptet, dass dies thatsächlich der Fall sei.

Granulirung nur einzelne etwas derbere Körnchen und Fäden vortreten lassen. Der grössere oder grösste Theil des Zellinhalts wird dagegen eingenommen von homogenem Plasma, das sich von der Wandung nicht deutlich abgrenzen lässt oder von derselben durch einen feinen Spaltraum getrennt wird. Ebenso sind wandständige Schichten geformten Plasmas der Wand bald unmittelbar angelagert, bald von derselben durch einen schmalen Spaltraum getrennt, der leer ist oder einzelne Körnchen oder eine Reihe sehr kurzer feiner, ihn durchquerender Fäden enthält. Ziemlich häufig wird ferner streckenweise homogenes Plasma durch einen fädigen oder körnigen, hie und da Lücken aufweisenden Kontour begrenzt; es handelt sich dann, wie sich beim Wechsel der Einstellung ergiebt, um eine sehr dünne, schleierartig das homogene Plasma überziehende Schicht, die bald nur aus feinen, dicht gestellten Körnchen, bald aus einem feinen Fadenwerk besteht und in beiden Fällen einzelne derbere Körnchen, derbere und längere Fäden und mitunter auch Stärkekörner einschliesst.

Die Innenwandungen der Epidermiszellen und die Wandungen der hypodermalen Zellen sind beträchtlich verdickt in Folge der Solidifikation der Interzellularräume. Die solid gewordenen Interzellularräume treten als umschriebene Verdickungen der Wandungen auf und besitzen entweder ein überall gleiches und von dem der nicht verdickten Membranabschnitte nicht wesentlich verschiedenes Brechungsvermögen, oder sie sind zwar ganz solid geworden, aber noch schwach brechend und lassen innerhalb ihrer Substanz feinere und derbere Körnchen und Fäden unterscheiden, welche in die blasse, die Lichtung ausfüllende Substanz eingebettet sind. Neben solid gewordenen finden sich aber auch Interzellularräume, deren Lichtung noch ganz oder zum grössten Theil nur von geformten Plasma eingenommen wird, von Körnchen, Fäden, kleinen zackigen Knoten und Strängen wie von kleinen Körnern. Ueberall wo die kleinen Körner sich innerhalb der Zellen und innerhalb der noch nicht solid gewordenen Interzellularräume finden, sind sie auch in den Membranen und in den solid gewordenen Interzellularräumen, als Einschlüsse derselben, zu unterscheiden, die bei ihrem stärkeren Glanz auch dann noch deutlich wahrgenommen werden können, wenn von feinen und blassen Körnchen innerhalb der Membransubstanz nichts zu sehen ist. Mit Aenderung der Einstellung wechselt auch die Zahl und Vertheilung der in der Membran und in den solidificirten Interzellularräumen eingeschlossenen Körner.

Die Cuticula der einfachen Haare erscheint als ein äusserst

zarter, häufig nur streckenweise zu unterscheidender Saum, der auch an sonst ganz unveränderten Haaren häufig mit kleinen knötchenförmigen Verdickungen besetzt ist. Die homogene Membran ist nur in dem Bereiche des peripheren Drittheils oder Viertheils des Haars nicht geschichtet; von da nach abwärts erfährt die Membran eine Dickenzunahme durch das Auftreten von 2 sich ihr nach Innen anlagernden Lamellen, einer stark glänzenden und einer blassen, welche nach abwärts an Mächtigkeit zunimmt und die in den basalen Haarabschnitten vorhandenen 1—2 Querwände bildet. Mitunter ist die innerste, die Haarlichtung unmittelbar begrenzende Schicht der letzteren Lamelle verdichtet und tritt in Form einer glänzenden Faser vor.

Eine etwas abweichende Beschaffenheit zeigt die Wandung der 3—5gliedrigen Drüsenhaare. Eine Cuticula findet sich am ersten oder an diesem und dem zweiten, mitunter auch am 3. Glied, ist aber an den Endgliedern mit unveränderten Membranen überhaupt nicht, und bei ihrer grossen Zartheit auch am 2. und 3. Glied nur mit Mühe und nicht immer zu unterscheiden. Alle Haarglieder besitzen eine gemeinschaftliche, stark brechende Lamelle, die ich kurz als Generallamelle bezeichnen will; dieselbe bildet in dem letzten Glied oder in den letzten 2 Gliedern ausschliesslich die Zellwand, nimmt in den basalen Gliedern an Mächtigkeit zu und wird von neu auftretenden Lamellen, den Speciallamellen, nach Aussen und Innen umschlossen, wie sich schon an unveränderten Haaren, deutlicher nach Quellung der Membranen in Chlorzinkjodlösung zeigt.

Zwischen der Generallamelle und der Cuticula tritt schon am dritten Glied oder erst am zweiten eine anfangs schmale, sich entlang des zweiten und ersten Gliedes verbreiternde blasse Aussenlamelle auf. Der Innenfläche der Generallamelle liegt dagegen im dritten, zweiten und ersten, im zweiten und ersten oder nur im ersten Glied eine sehr blasse Innenlamelle an, die nach abwärts an Mächtigkeit zunimmt und deren innerste Schicht mitunter verdichtet ist und in Form eines glänzenden faserartigen Saumes vortritt. Soweit eine Innenlamelle in den inneren Haargliedern vorhanden ist, betheiligt sie sich an Bildung der queren Scheidewände, zu deren Bildung ausserdem feine blattartige Fortsätze von der Generallamelle abtreten, oder die Innenlamelle bildet ausschliesslich die Scheidewand zwischen dem ersten und zweiten oder auch die zwischen dem zweiten und dritten Glied. — Das Köpfchen lässt nur eine dünne Membran ohne Cuticula erkennen.

Nach Behandlung mit jodkaliumhaltiger, wässeriger Jodlösung wie mit Chlorzinkjodlösung nehmen die Membranen der Haare, der Epidermis- und der hypodermalen Zellen eine mehr oder weniger gesättigte gelbe oder gelbbraune Färbung an. Nur hie und da waren die Membranen der Epidermis- und der hypodermalen Zellen und die der basalen Glieder der Drüsenhaare violett gefärbt.

In der Hansteinschen alkoholischen Anilinlösung färben sich die Membranen und die Kerne mehr oder weniger lebhaft violett und dunkler als das geformte Zellplasma, während in einer alkoholischen Lösung von Methylgrün die Membranen der Haare und der Epidermiszellen eine schwächere Färbung als der geformte Zellinhalt angenommen hatten.

Nach Goldbehandlung hatten sich nur die Membranen der basalen Glieder von einzelnen Drüsenhaaren violett gefärbt. Die von frischen Blättern abgezogenen Epidermisstreifen waren $^1/_2$—2 Minuten in eine Lösung von Goldchlorid (1 : 1000) eingetaucht, in destillirtem Wasser abgespült und behufs der Reduktion in PRITCHARD'sche Flüssigkeit (1 Theil Amylalkohol, 1 Theil Ameisensäure und 100 Theile Wasser) eingelegt worden.

Strukturveränderungen der Membranen der Haare und der Epidermiszellen.

Die Strukturveränderungen der Membranen der Haare und der Epidermiszellen gehen in der Regel von der Cuticula aus und wo eine solche nicht vorhanden oder nicht nachweisbar ist, von der äussersten Membranschicht. Nur sehr dünne Membranen, wie die der Köpfchen und der Endglieder der Haare, sind häufig von Anfang an in ihrer ganzen Dicke verändert. Die Cuticula zeigt körnige und knotige Verdickungen, faserige Auswachsungen, oder ist in grösserer oder geringerer Ausdehnung erweicht und geschwellt, mit oder ohne nachträgliche Differenzirung geformter Theile aus der homogenen erweichten Substanz. Sehr häufig bleiben die Veränderungen auf die Cuticula beschränkt, andere Male erfahren auch die unterliegenden Membranlamellen eine Schwellung und fädige Differenzirung, seltener tritt eine solche ein ohne gleichzeitige oder vorausgegangene Betheiligung der Cuticula.

An Flächenansichten wie an Durchschnitten bieten die Membranen ein sehr wechselndes Aussehen dar nach der Beschaffenheit, der Verbreitung und dem Grade der Entwicklung, welchen die eingetretenen Strukturveränderungen erfahren haben.

I. Veränderungen der Cuticula.

1) Umschriebene körnige und knotige Verdickungen und faserige Auswachsungen der Cuticula oder der äussersten Membranschicht.

An Flächenansichten finden sich in grosser Häufigkeit vereinzelt oder in Gruppen mehr oder weniger dicht zusammenliegende kleinere und grössere runde, ovale oder unregelmässig gestaltete, mit kürzeren und längeren zackigen Fortsätzen versehene und durch dieselben häufig anastomosirende Körner, die einen wechselnd starken Glanz besitzen. Die grösseren runden oder ovalen Körner sind nicht selten vakuolisirt oder haben eine grüne Färbung angenommen.

Zwischen den Körnern finden sich bald nur spärlich eingestreut, bald in grösserer Menge glänzende, ungefärbte oder grüne Körnchen und häufig bilden auch solche allein kleinere und grössere Gruppen und Haufen, die dann mitunter eine im Durchschnitt kranzförmige Einfassung durch Körner erhalten. Neben den Gruppen und Zügen von Körnern und Körnchen zeigt hie und da die Membranoberfläche (an Epidermiszellen) ein quergestreiftes Aussehen; es treten homogene oder sehr fein und dicht granulirte, blasse, nicht scharf kontourirte faserige oder bandartige Bildungen hervor, die in wechselnd dichter Stellung ziemlich parallel, quer oder schräg über die Zellen hinweglaufen und zwischen denen, wie zwischen den Körnchengruppen die Membranoberfläche mitunter wie fein und dicht bestaubt aussieht. Andere Male ist die letztere besprenkelt von sehr blassen, zum Theil verästelten, knotigen, faserigen und strangförmigen Gebilden, zwischen denen Körner und Körnchen bald eingestreut sind, bald nicht oder sie besitzt ein sehr dicht-, fein- und kurzfädiges Gefüge, mit oder ohne Vorwiegen einer bestimmten Richtung der Fäden. Vereinzelt und sowohl innerhalb unveränderter Membranabschnitte als innerhalb der Gruppen und Züge von Körnern und Körnchen, trifft man ferner homogene, rundliche, ovale oder unregelmässig geformte, zum Theil mit kürzeren oder längeren Fortsätzen versehene, blasse oder mattglänzende, mitunter braun oder grün gefärbte, platten- oder schollenförmige Bildungen, welche meist den Durchmesser eines Chlorophyllkorns oder Kerns besitzen. Wiederholt wurden ausserdem innerhalb veränderter Abschnitte der Cuticula von Epidermiszellen Gebilde wahrgenommen, die nach Form, Grösse und

Struktur völlig Kernen glichen, einen fädigen, meist unvollständig geschlossenen, durch kleine oder auch grössere Lücken unterbrochenen Kontour und ein dicht körnig-kurzfädiges Innere mit 1—2 Kernkörperchen besassen; andere ähnliche Körper machten dagegen nicht den Eindruck von Kernen, weil ihnen entweder eine besondere Hülle und deutliche Begrenzung fehlte, indem ihre Körnchen in der Peripherie allmählig weiter auseinander rückten, oder weil sie, beim Vorhandensein einer deutlichen Hülle doch eine für Kerne ungewöhnliche Form, zackige Kontouren und einzelne längere Fortsätze besassen. Unter den grünen Schollen der Cuticula finden sich auch nicht selten solche, die nach Form und Grösse wie nach der körnig-fädigen Beschaffenheit ihres Innern Chlorophyllkörpern gleichen.

Eine Anzahl der Bilder, welche die in der angegebenen Weise veränderten Wandungen bei Flächenansichten darbieten, ist in Fig. 9 (am linken Rande), Fig. 18 *a*, Fig. 29, Fig. 30 *a—d*, Fig. 31, 32 und 35 *a* wiedergegeben.

Entsprechend den Befunden von Flächenansichten bietet auch an Durchschnitten die Cuticula eine sehr wechselnde Beschaffenheit dar und erweist sich ausserdem in grosser Ausdehnung als mehr oder minder beträchtlich verdickt und mit Auswachsungen besetzt, die an Flächenansichten, so lange sie nicht umfangreicher sind und stärker prominiren, nicht von den in die Cuticula eingelagerten Körnern, Körnchen und Fäden unterschieden werden können.

Entsprechend dem Befund von Flächenansichten treten an Durchschnitten sehr häufig Körnchen, Knötchen und Körner als umschriebene kleine Verdickungen der Cuticula auf und daneben die Durchschnittsbilder der bei Flächenansichten schollenförmigen grösseren und stärker prominirenden Gebilde mit glatten oder unregelmässigen, eingekerbten, maulbeerförmigen oder lappigen Kontouren (Fig. 12 *a* und *b*). Diese umschriebenen Verdickungen finden sich an der Cuticula sowohl an Abschnitten, wo sie im Uebrigen unverändert, als wo sie ziemlich gleichmässig, wenn auch nicht erheblich verdickt ist. Im letzteren Falle erscheint sie in Form einer kürzeren oder längeren, über mehrere Zellen sich erstreckenden, ungewöhnlich derben Faser, die bald stark glänzend, bald ganz blass ist und im letzteren Falle unter Zunahme ihres Glanzes und Abnahme ihres Durchmessers in die benachbarte, unveränderte Cuticula übergeht. Die verdickte und glänzende Cuticula hat sich mitunter nicht nur von der an-

grenzenden, nicht verdickten, abgelöst, wird von derselben durch eine kleine Lücke getrennt, sondern hat sich auch von der unterliegenden Membran etwas abgehoben, so dass zwischen beiden ein schmaler Spaltraum sichtbar wird.

Neben Stellen, wo die Cuticula nur gleichmässig verdickt ist, finden sich in der Regel auch solche, wo sie sich zu einzelnen Körnchen, Knötchen oder zu diesen und zumeist kurzen Fäden differenzirt hat. Die Cuticula als kontinuirliche, im Durchschnitt in Form einer Faser vortretende Lamelle ist dann häufig ganz geschwunden, an Stelle eines fasrigen Kontours treten in einfacher Reihe dicht gelagerte Körnchen und kurze, stäbchenförmige Faserstücke hervor, zu welchen sich die nicht erheblich verdickte Cuticula anscheinend vollständig gesondert hat, ohne dass zwischen den Körnchen und Faserstücken eine sie verkittende, schwächer brechende Substanz nachweisbar wäre; andere Male ist die Cuticula als kontinuirliche Lamelle zwar noch vorhanden, hat aber unter Zunahme ihrer Dicke ihr glänzendes Aussehen verloren, erscheint als schmales, blasses Band und ausserdem haben sich aus ihrer Substanz Körnchen und Fäden bald spärlich, bald in dichterer Stellung, in einfacher oder mehrfacher Reihe differenzirt (Fig. 12). Körnchen wie Fäden sind meist sehr blass und fein, und nur wenn dieselben dichter gelagert sind, besitzen sie zum Theil eine grössere Derbheit und stärkeren Glanz und sind dann auch mitunter braun oder grün gefärbt. Abschnitte körnig-fädig differenzirter Cuticula können sich bei wechselnder Dicke der letzteren über ganze Reihen von Zellen erstrecken und sind dann, wie die nur verdickte Cuticula, vor der unterliegenden Membran häufig durch schmale Spalten getrennt, andere Male finden sie sich nur in beschränkter Ausdehnung, namentlich häufig am Boden der an Querschnitten zwischen 2 benachbarten Zellen auftretenden Dellen.

Ziemlich häufig liegt der Membran eine an Dicke ihr nahe oder gleichkommende Schicht körnig-fädiger Substanz auf, in Betreff deren sich nicht immer mit Sicherheit entscheiden lässt, ob es sich um die geschwellte und dann körnig-fädig differenzirte Cuticula handelt, oder ob die in geringerem Grade verdickte Cuticula sich zunächst zu Körnchen und Fäden gesondert hat, die dann ausgewachsen sind. Das Statthaben von Auswachsungen lässt sich dann nicht wohl in Zweifel ziehen, wenn der äussere Kontour der körnig-fädigen Schicht mit einzelnen frei vorragenden Körnchen und Fäden besetzt ist, während das Vorhandensein einer zarten, fort-

laufenden, der blassen, geschwellten Cuticula angehörenden Kontourlinie (Fig. 12 *d*) darauf hinweist, dass die Körnchen und Fäden aus einer Sonderung der vorher gleichartigen, homogenen Cuticularsubstanz hervorgegangen sind. Im letzteren Falle lassen sich auch die zarten Kontouren der Cuticula bis zum Uebergang in die weniger verdickten, stärker brechenden und nicht körnigfädigen benachbarten Abschnitte verfolgen.

Zweifelhaft bleibt dagegen die Entstehung der körnig-fädigen Cuticularschicht, wenn der äussere Kontour derselben durch eine gleichmässig fortlaufende Reihe von Körnchen und Fäden gebildet wird, so als wenn ein einzelner Faden zu denselben zerlegt worden wäre. Die Möglichkeit, dass aus nur wenig verdickter Cuticula differenzirte Körnchen und Fäden ausgewachsen sind und in der gerade eingestellten Durchschnittsebene zufällig eine regelmässig fortlaufende Begrenzung der ganzen Cuticularschicht bilden, lässt sich nicht in Abrede stellen, auf der anderen Seite kann es sich aber auch um eine von Anfang an beträchtlichere Schwellung der Cuticula handeln, aus deren Substanz sich in ihrer ganzen Dicke Knötchen und Fäden differenzirt haben, so dass eine periphere, von den letzteren freie, einen zarten Kontour bildende Zone gar nicht mehr vorhanden ist.

Mitunter sieht man an körnig-fädigen, bandartig die Membran überziehenden Auflagerungen, die auf den ersten Blick ganz aus Differenzirung der vorher geschwellten Cuticula hervorgegangen zu sein scheinen, dass an der Grenze der Auflagerung die Cuticula weder scharf abgesetzt aufhört noch unter allmähliger Dickenzunahme in die Auflagerung ausläuft, sondern unter derselben, der Membran dicht anliegend, noch eine Strecke weit oder im ganzen Bereiche der Auflagerung hinzieht. Es kann dann eine Ueberwachsung durch Fäden stattgefunden haben, die aus unmittelbar benachbarten Abschnitten vorgesprosst sind oder es ist zu Auswachsungen aus dem unter der körnig-fädigen Auflagerung befindlichen Abschnitt der Cuticula gekommen, die sich weiter entwickelt haben, ohne dass die letztere sich gleichzeitig zu einzelnen Knötchen und Fäden gesondert und damit ihren fortlaufenden faserartigen Kontour verloren hat. Andere Male scheint unter einer bandartigen, homogenen oder körnig-fädigen Schicht, in der ganzen Ausdehnung oder im grössten Theil derselben, eine fortlaufende, der Membran dicht anliegende Cuticula vorhanden zu sein, während die genauere Untersuchung ergiebt, dass der fädige Kontour der Membran selbst angehört und sich jenseits der körnig-

fädigen Schicht unter die hier nicht oder nur in geringerem Grade veränderte Cuticula fortsetzt. Ein Paar Mal waren an Querschnitten in der äusseren Membranschicht unterhalb der Cuticula mehrere solche fadenartige, dem Kontour und untereinander parallele Linien dicht übereinander sichtbar. In ähnlicher Weise, aber weniger deutlich, treten dieselben schon an Durchschnitten unveränderter Membranen hie und da vor.

Wenn der Nachweis nicht zu führen ist, dass der fädige, unterhalb einer homogenen aufgelagerten Schicht befindliche Kontour der Membran selbst und nicht der Cuticula angehört, lässt sich natürlich die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass eine anfangs homogene Substanz aus der Cuticula abgesondert worden ist und sich nachträglich ganz oder zum Theil zu Körnchen und Fäden differenzirt hat. So war in Fig. 12*c* die Cuticula überzogen von einer schmalen, sehr schwach braun gefärbten, in der Peripherie körnigen Schicht. Da es hier unentschieden bleiben musste, ob der faserige, die Membran nach aussen begrenzende Kontour der Cuticula angehörte oder der veränderten äussersten Membranschicht, so liess sich natürlich auch nicht bestimmen, ob die aufgelagerte Schicht der geschwellten Cuticula angehörte oder ein Absonderungsprodukt aus der unveränderten Cuticula darstellt.

Sehr häufig alterniren kleinere und grössere Membranabschnitte, innerhalb deren die Cuticula verdickt ist oder nach ihrer Schwellung sich körnig-fädig differenzirt hat mit anderen, wo es zu einer Auswachsung kürzerer oder längerer Fadenreiser gekommen ist, die in der verdickten, seltener in der nicht verdickten Cuticula wurzeln. Es sind einzelne Fäden und Fasern, kleine Gruppen derselben oder es erscheint über ganzen Reihen von Zellen die Cuticula mit ihnen wie mit kleineren und grösseren körnigen oder knotigen Verdickungen besetzt (Fig. 19, 20, 24), die als ein gezähnelter oder filziger Saum die Membran überziehen.

Von einzelnen der frei vorstehenden Fadenreiser sieht man kleine, kurze Aeste abtreten und mit Weitersprossen der zunächst ausgewachsenen Fäden kommt es zur Bildung von umschriebenen kleinen knotigen oder knospenförmigen Prominenzen (Fig. 1) oder von faserigen Schichten von wechselnder Dicke und Längenausdehnung, innerhalb deren feinere und derbere Fasern und Fäden unter Bildung mehr oder weniger derber Knotenpunkte wechselnd zahlreiche Verbindungen eingehen (Fig. 2, 21, 22, 23). Die äussere Fläche der ausgewachsenen Partien zeigt an Durchschnitten bald einen fortlaufenden faserigen, hie und da durch kleine Lücken,

durch einzelne Körnchen und frei endende Fäden unterbrochenen Kontour, bald ist ihre Begrenzung uneben und es ragen längs derselben überall einzelne, zum Theil verzweigte Fasern und Fäden frei und mehr oder weniger weit hervor (Fig. 2, 21, 23). Die verdickte Cuticula ist als faseriger Saum, in welchem die ausgewachsenen Fäden wurzeln, bald noch im ganzen Bereich der Auswachsungen deutlich zu unterscheiden wie in Fig. 2, bald nur in grösserer oder geringerer Ausdehnung und scheint da, wo ihre Continuität unterbrochen ist, sich zu Fäden und Körnchen differenzirt zu haben, die sich von denen der Auswachsungen nicht mehr sondern lassen wie in Fig. 21, 22 und in Fig. 23*a* am Boden der Delle zwischen den beiden Epidermiszellen. Wie die körnigen und knotigen Verdickungen der Cuticula, so sind auch häufig die fädigen Auswachsungen derselben, einzeln oder schichtweise grün gefärbt. Einzelne der ausgewachsenen Fasern erreichen eine beträchtliche Länge, überragen die übrigen sehr erheblich und ihr freies Ende trägt mitunter eine knotige Verdickung oder ein Körnchen einschliessendes, farbloses oder körniges Korn (Fig. 35*b*). Dass es sich dabei nicht etwa um zufällige Anlagerungen handelt, ergiebt sich auch daraus, dass diese Gebilde bei Druck auf das Deckgläschen nach beiden Seiten hin und her flottiren, ohne dass der faserige Stiel von seiner Insertionsstelle in die Cuticula sich entfernt.

Die bisher beschriebenen Veränderungen der Cuticula bestehen demnach theils in einer umschriebenen oder ausgebreiteteren Verdickung derselben, theils darin, dass entweder die verdickte und vermuthlich erweichte Cuticula sich zu Körnchen und Fäden differenzirt oder dass aus derselben Fäden auswachsen und weiter sprossen. Seltener ist die nicht oder nur unerheblich verdickte Cuticula mit körnigen und fädigen Auswachsungen besetzt oder hat sich selbst zu Körnchen und Fäden differenzirt.

Weitere Veränderungen bestehen in der Bildung flächenhaft verbreiteter Erweichungsheerde der Cuticula mit oder ohne Differenzirung von Körnchen, Fäden und Netzen aus der erweichten Substanz und in der Bildung umschriebener, umfangreicher Prominenzen mit theils homogenem, theils körnigem, körnig-fädigem oder netzförmigem Innern, in Betreff deren es häufig dahingestellt bleiben muss, ob sie aus Differenzirung erweichter Substanz oder aus Weitersprossen faseriger Auswachsungen hervorgegangen sind.

2) Umfangreichere Erweichungsheerde der Cuticula oder einer abgespaltenen oberflächlichen Membranschicht, die zum Theil homogen sind, aus denen aber sehr häufig sich Körnchen, Fäden oder Netze differenzirt haben.

Neben den kleineren, im Durchschnitt linsen-, spindel- oder kegelförmigen Schwellungen der Cuticula, die nach beiden Seiten sich in die unveränderte oder in geringerem Grade verdickte Cuticula fortsetzen, finden sich an den Epidermiszellen und in grösserer Häufigkeit an den Haaren umfangreichere und dickere Schichten erweichter Cuticularsubstanz, im Durchschnitt in Form schmaler oder breiter homogener Bänder, langgestreckter, dicker Spindeln oder als unregelmässig kontourirte Massen, die sehr häufig eine hell oder dunkler braune Färbung angenommen haben.

Die Köpfchen und Glieder zahlreicher Haare werden theilweise oder ziemlich vollständig von solchen Schichten wie von einer Kappe oder Hülse umscheidet, die sich unter Abnahme ihrer Dicke in die unveränderte Cuticula fortsetzt. An den Köpfchen und Endgliedern gehen die Schichten aus einer abgespaltenen äussersten Membranschicht hervor, die an der Grenze der Schwellung häufig ein körniges Aussehen darbietet und dann mit der noch unveränderten Membran verschmilzt. Derartige Veränderungen haben die Membranen des Mittel- und zum Theil des Endgliedes in Fig. 12 erfahren, der obere Abschnitt des Endgliedes und der untere Köpfchenumfang in Fig. 13 und die Haarglieder in Fig. 5 und 11. (In Fig. 11 ist die ganze Membran beträchtlich verdickt und hat sich zu mehreren Lamellen gesondert.) Eine stark prominirende, umschriebene Schwellung hat sich aus der äussersten Membranschicht des Haargliedes in Fig. 41 *a* entwickelt.

Bei Flächenansichten bieten die erweichten und geschwellten Abschnitte häufig eine sehr unregelmässige Begrenzung dar, sind mit mehr oder weniger tiefen Einkerbungen, zackigen oder lappigen Fortsätzen versehen (Fig. 16, 17 *c*) und erstrecken sich nicht selten von einem Gliede auf das andere oder verkleben Köpfchen und Glieder benachbarter Haare miteinander. An der Epidermis erstrecken sich die erweichten Schichten ebenfalls sehr häufig über mehrere Zellen hinweg und bieten noch mannichfachere Formen dar als an den Haaren. Die breiteren zeigen häufig tiefe, halsartige Einschnürungen, bauchige Vorsprünge, sowie stiel- oder keulenartige Fortsätze, schmälere bilden kürzere oder längere, bandartige, häufig mit knoten- oder spindelförmigen Anschwellungen versehene Streifen, die mitunter ziemlich genau dem Ver-

lauf der longitudinalen, seltener gleichzeitig auch dem der queren Zellscheidewände folgen und auf diese Weise langgestreckte, rhomboidale, mehr oder weniger vollständig abgegrenzte Felder einschliessen. Eine umfangreichere Erweichungsschicht von der Oberfläche der Epidermis ist in Fig. 33 abgebildet, in Fig. 37 *a* und 38 *a* 2 solche, die sich über 2 Haarglieder erstreckten, in Fig. 39 *a* eine ähnliche von einem Haargliede und in Fig. 40 *a* eine Scholle von der Oberfläche eines Köpfchens.

Kleinere Erweichungsheerde, wie in Fig. 16 und 17 *c*, besitzen meist eine sehr zarte, blasse Begrenzung und wenn sie keine bräunliche Färbung besitzen, gelingt es häufig an Flächenbildern überhaupt nicht, sie deutlich von den benachbarten, nicht oder weniger veränderten Membranabschnitten abzugrenzen. Die Begrenzung wird dann deutlicher nach Färbung durch Methylgrün, da die geschwellten Partien eine dunklere Färbung annehmen, als die unveränderten Membranabschnitte. Mitunter hat sich schon an den kleineren, häufiger und in grösserer Ausdehnung an den umfangreicheren Erweichungsschichten der Rand derselben verdichtet und tritt an Flächenbildern in Form einer derben, glänzenden Faser vor, während da, wo eine solche Faser fehlt, die Begrenzung durch Reihen von Körnchen und kurzen Fäden, häufiger aber durch einen zarten, blassen, mitunter ausgezackten und mit unregelmässigen Vorsprüngen besetzten Kontour gebildet wird. Häufig wird man überhaupt erst durch die glänzenden faserigen Kontouren auf das Vorhandensein erweichter Cuticular- oder Membranschichten aufmerksam gemacht und auch bei genauerer Untersuchung gelingt es nicht immer oder nicht überall, im übrigen Umfang der Erweichungsschicht ihre hier sehr zarten und blassen Kontouren zu bestimmen. Manche erweichte Schichten laufen nach einer Richtung fein verstrichen und allmählig aus, während sie nach der entgegengesetzten, allmählig sich verdickend und ansteigend, mit einer leisten- oder wallartigen, steil abfallenden, verdichteten und glänzenden Erhebung enden; bei anderen hat sich die Peripherie in grösserer Ausdehnung zu einer stärker glänzenden, im Durchschnitt in Form einer Faser vortretenden Hülle verdichtet.

In Fig. 37 *a* ist die über ein Paar Haarglieder sich erstreckende Erweichungsschicht in ihrem ganzen Umfange, in Fig. 38 *a* eine ähnliche Schicht nur theilweise glänzend und derb kontourirt und besitzt längs des grössten Theiles ihres linken Randes einen sehr zarten, ausgefranzten Kontour.

In Fig. 39 *a* (Haarglied) fehlt der glänzende Kontour am rechten Rande, in Fig. 40 *a* (Köpfchen) am linken Rande der Erweichungsschicht. In Fig. 33 (Epidermis) weist der derbe Kontour am oberen Umfang eine weite Lücke auf, während am unteren Umfang die erweichte Substanz ohne alle scharfe Grenze in die umgebende, nicht veränderte Cuticula ausläuft.

Sehr häufig hat sich die erweichte Substanz in ihrer ganzen Ausdehnung oder in einem grossen Theil derselben zu Körnchen, Fasern und Fäden oder zu Netzen gesondert. Im Innern mancher Heerde trifft man nur einzelne kleinere und grössere Vakuolen mit ganz oder nur unvollständig geschlossener Wandung, daneben häufig einzelne Körner, Körnchen und Fasern, das Innere anderer Heerde ist zum grössten Theil oder ganz von Vakuolen durchsetzt (Fig. 18 *d*) und unter Sonderung ihrer Wandungen zu einzelnen Körnchen und Knoten und zu mit diesen zusammenhängenden Fäden kommt es zur Bildung von Netzen und Gerüsten, deren Beschaffenheit nach Weite und Form der Maschen wie nach Stärke der Maschensepten und Gerüstbälkchen eine mehr oder weniger wechselnde ist und die je nach ihrer Dicke in Form einfacher Lamellen oder als Schichten auftreten. Sehr grosse, den Umfang eines Kerns erreichende oder noch übertreffende Maschen und Vakuolen finden sich häufig in der Peripherie von genetzten und vakuolisirten Schichten, wo die Maschensepten und Vakuolenwandungen in Form festonartiger Bögen nach Aussen prominiren. Die kleinen und mittelgrossen Maschen sind meist rund oder oval, während die grösseren wechselndere, auch gestreckte und unregelmässig polyedrische Formen darbieten. Innnerhalb der Netze ist der Verschluss der Maschen häufig ein unvollständiger, sie kommuniziren durch kleinere oder grössere Lücken in den Septen oder öffnen sich nach Aussen, wenn sie peripherisch gelagert sind. Hie und da schliessen die Netze noch kleinere und grössere Reste nicht differenzirter, erweichter Cuticularsubstanz ein, die mit zackigen Fortsätzen sich an Bildung der Septen für die umgebenden Maschen betheiligen. Da auch in nicht vakuolisirten Erweichungsschichten sich nicht selten Körnchen, Körner und Fäden in wechselnder Häufigkeit finden, lässt sich die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass sich Netze und überhaupt Fadenwerke auch ohne vorausgegangene Vakuolisirung oder sowohl aus den Vakuolenwandungen als direkt aus der noch unveränderten, homogenen Substanz des Erweichungsheerdes entwickeln. Das Innere der Maschen wird von einer blassen, nicht immer ganz homogenen, mit-

unter sehr feinkörnig-fädigen Substanz ausgefüllt, die im Bereiche von sich nach Aussen öffnenden Lücken der peripheren Maschensepten frei, mit einem sehr blassen, oft fein gezähneltem Kontour vortritt. — Die Differenzirung vollzieht sich in den gefärbten wie in den ungefärbten Erweichungsheerden in der gleichen Weise und beginnt bald in der Peripherie, so dass die noch homogenen Massen überall von Fadenwerken umschlossen werden, bald beginnt sie im Innern der ersteren und lässt grössere oder geringere Abschnitte der Peripherie unbetheiligt. Ziemlich häufig laufen gefärbte Netzschichten und Lamellen in ungefärbte oder in schollige Abschnitte geschwellter und noch homogener Cuticularsubstanz aus.

Die Netzlamelle in Fig. 8 (basales Haarglied) schliesst noch derbe Knoten nicht differenzirter Substanz ein und ihre Septen sind zum Theil, namentlich in der Peripherie, nur unvollständig geschlossen.

In Fig. 17 (Haarglied) gehen kleine, gefärbte Erweichungsheerde, *c'*, *a* und *d'*, in ungefärbte Netzlamellen über; in Fig. 18 sind die beiden unteren der mit *c* bezeichneten ungefärbten Heerde theils zu Netzen differenzirt, theils homogen.

Die dicke, gefärbte, spindelförmige, die Vertiefung zwischen Endglied und Köpfchen ausfüllende Schwellung in Fig. 13 hat sich nur in ihrer Peripherie fädig differenzirt, in ihrer ganzen Dicke besitzt dagegen die äussere Membranschicht in Fig. 15 ein netzförmiges Gefüge, umscheidet das obere Ende des Haargliedes und den unteren Umfang des Köpfchens.

In Fig. 4 hat sich die Membran des Köpfchens in ihrer grössten Ausdehnung in zwei Lamellen gesondert, eine zarte innere und eine derbere, mit knotigen und spindelförmigen Verdickungen besetzte äussere, die am oberen Umfange des Köpfchens in eine wallartig prominirende Netzschicht übergeht. Auch in Fig. 3 geht die äussere Lamelle der Membran des Köpfchens in eine Netzschicht über.

In Fig. 27 wird die homogene, gefärbte, im Durchschnitt spindelförmige Schicht erweichter und geschwellter Cuticula in ähnlicher Weise von einem Fadenwerk umschlossen und begrenzt wie am oberen Ende des Haargliedes auf Fig. 13. Nach links liegen, ebenfalls innerhalb bereits fädig differenzirter Substanz, zwei kleine, ovale, ungefärbte Reste homogener Substanz.

Die umfangreichen, sehr unregelmässig gestalteten Erweichungsheerde der Cuticula von Epidermiszellen auf Fig. 34 haben sich bei *a* netzförmig differenzirt; die obere gefärbte Netzschicht rechts

geht nach abwärts in einen Fortsatz über, der durch geschwellte, aber noch homogene und ungefärbte Cuticularsubstanz gebildet wird. Bei *b* wechselnd mächtige, zum Theil sehr unregelmässig gestaltete, einzelne Vakuolen einschliessende Schichten geschwellter, homogener, ungefärbter Cuticula.

Fig. 42. Die sich gegenüber liegenden Abschnitte der geschwellten Membranen der Köpfchen und eines Gliedes dreier mit einander verklebter Haare sind netzförmig differenzirt und mit einander durch drei in einen Knotenpunkt zusammenlaufende Fäden verbunden.

Fig. 43*a*, 44*a* und 45*a* Netzlamellen der geschwellten Cuticula von basalen Haargliedern.

Wenn geschwellte, homogene Membranschichten von einem glänzenden, faserigen Kontour nach Aussen begrenzt werden, lässt sich vermuthen, dass es sich um Erweichung und Quellung der obersten Membranschicht handele, wodurch die Cuticula in grösserer oder geringerer Ausdehnung abgehoben wird [1]). Da aber für einen solchen Vorgang sich thatsächliche Anhaltepunkte nicht gewinnen liessen, während andererseits der Uebergang von scholligen, flachen Erweichungsheerden der Cuticula in umfangreichere und dickere nachgewiesen wurde, liegt hier wenigstens die Annahme viel näher, dass es sich bei den anscheinend blasigen Erhebungen der Cuticula um erweichte Cuticularsubstanz handelt, deren Volumen durch Aufnahme plastischen Materials aus der Zelle beträchtlich zugenommen und die sich zunächst in der Peripherie zu einer im Durchschnitt faserigen Grenzschicht verdichtet hat. Es bezeichnet dann der faserige, einer abgehobenen Cuticula ähnliche Kontour nur den Beginn einer Verdichtung aus ursprünglich ganz homogener Substanz. So sieht man die homogene braune Erweichungsschicht Fig. 13 nach Aussen zwar durch einen faserigen Kontour begrenzt, von demselben gehen aber kurze Fäserchen nach Innen ab und nach auf- und abwärts läuft die erstere in weniger verdickte, nicht gefärbte, fein- und kurzfädig differenzirte Membranabschnitte aus.

3) Umschriebene, umfangreichere Auswachsungen der Cuticula.

Ausser den kleinen, warzen- oder knospenförmigen Auswachsungen der Cuticula finden sich in ziemlicher Häufigkeit um-

---

[1]) Vgl. Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Zeitung Nr. 43. 1868.

schriebene grössere, die zum Theil einen beträchtlichen Umfang erreichen und nach Form und Beschaffenheit ein sehr wechselndes Verhalten darbieten. Neben wallartigen, die mit breiter Basis aufsitzend eine mehr ebene Oberfläche darbieten und den Uebergang zu schichtweisen Auswachsungen bilden, kommen kegel- oder papillenförmige, sowohl schlankere, steil ansteigende, als niedrigere, mit breiter Basis aufsitzende (Fig. 6 und 7) vor, ferner gelappte (Fig. 9) und gestielte Formen. Wenn der Körper gestielter Auswachsungen der Cuticula unmittelbar anliegt, kann es scheinen, als wenn man es mit einer mit breiter Basis aufsitzenden Auswachsung zu thun hätte, dagegen hebt sich bei Strömungen in der Zusatzflüssigkeit der der Membran nur aufliegende Abschnitt der Auswachsung von derselben ab und flottirt hin und her.

Das Innere dieser Prominenzen ist mitunter homogen oder sehr fein und blass granulirt, wie an denen der Haarglieder Fig. 7, 9 und 10, schliesst aber häufig einzelne derbere, mitunter gelb oder bräunlich gefärbte Knoten, Körner und Stränge ein, wie in Fig. 7 und 10. In der kegelförmigen Prominenz Fig. 7 fanden sich neben und zwischen den concentrisch zum Umfang verlaufenden derberen Fasern noch feine und blasse, verästelte Fäden, in der Auswachsung Fig. 10 neben einer grösseren ein Paar kleinere Vakuolen. Andere Auswachsungen bestehen ganz aus weit- oder engmaschigen Gerüsten feinerer und derberer Fäden und Fasern, die sich theils überkreuzen, theils netzförmige Verbindungen unter Bildung derberer Knotenpunkte eingehen (Fig. 6) und nach Beschaffenheit der Fadenwerke ein sehr wechselndes Aussehen darbieten können. Die Peripherie ist glattrandig, wenn sie durch Fäden und Fasern gebildet wird, die in der Ebene des optischen Durchschnittes verlaufend, das Gebilde umsäumen und nur einzelne leere oder von Körnchen (resp. Fadenquerschnitten) eingenommene Lücken zwischen sich frei lassen; der Kontour wird dagegen ein sehr unregelmässiger, wenn einzelne Körnchen und Fäden wie Gruppen derselben frei nach Aussen vorragen, wie in Fig. 23 *b*, und wenn einzelne derbere Randfasern über die Kuppe einer papillenförmigen Auswachsung hinausgewachsen sind, bekommt das ganze Gebilde mitunter das Aussehen einer sich öffnenden Knospe. Ein Paar Mal besassen kleinere und grössere Auswachsungen mit körnig-fädigem Innern ganz oder theilweise eine blass oder gesättigt grüne Färbung (Fig. 36, Haarglieder).

Einige Male enthielten die Auswachsungen einen runden, kernartigen Körper mit deutlicher Hülle, dessen Inneres bald nur

von Körnchen und sehr kurzen Fäden, bald ausserdem von einem Gerüst derberer Knoten und Stränge eingenommen wurde. In der steil über das Niveau der Cuticula ansteigenden bräunlichen Prominenz Fig. 14 sind zwei solcher kernartiger Körper eingeschlossen, von denen der eine rund ist, der andere eine dem Umfang des letzteren entsprechende Einbuchtung besitzt. Häufiger als innerhalb der Auswachsungen fanden sich, wie erwähnt, diese Körper in der noch wenig verdickten Cuticula an Stellen, wo in dieselbe zahlreiche Gruppen von ziemlich dicht gestellten Körnern und Körnchen eingestreut waren.

Die Häufigkeit der Auswachsungen wie der Erweichungsheerde ist eine sehr wechselnde; während sie sich an manchen Präparaten nur spärlich finden oder ganz fehlen, sind sie andere Male so häufig, dass das Gesichtsfeld von ihnen wie übersäet ist.

Eine scharfe Scheidung zwischen den umschriebenen prominirenden wie den in mehr flächenhafter Verbreitung auftretenden Auswachsungen und den Schwellungen und Erweichungen der Cuticula, die sich erst nachträglich zu Fadenwerken oder zu Netzen differenzirt haben, lässt sich nicht durchführen. In allen Fällen, wo die Oberfläche der veränderten Abschnitte und der Prominenzen eine unregelmässige ist, keinen fortlaufenden glatten Kontour besitzt, sondern mit mehr oder weniger weit vorragenden Fäden, verzweigten Fadenreisern oder mit fetzigen oder lappigen Fortsätzen homogener oder körnig-fädiger Substanz besetzt ist, wird man nicht wohl zweifeln können, dass es sich um Auswachsungen handelt. Besitzt dagegen die Oberfläche einen glatten, fortlaufenden Kontour, so muss es häufig dahin gestellt bleiben, ob es sich um Auswachsungen handelt oder um Erweichungsschichten, die durch Aufnahme von Substanzen aus dem Zellinnern ein beträchtliches Volumen erreicht, sich aber erst nachträglich, unter Differenzirung geformter Theile, verdichtet haben. So wird in Fig. 28 die Aussenwand der Epidermiszellen überzogen von einer Schicht reiserförmig verzweigter Fäden, die nach Aussen durch eine fortlaufende faserige Kontour begrenzt wird. Es konnte sich hier sowohl um eine nachträgliche Differenzirung einer ursprünglich homogenen, geschwellten Cuticularschicht handeln, als um Auswachsungen aus der nur wenig verdickten Cuticula, die sich gleichzeitig zu einzelnen Körnchen und zu kurzen Fäden gesondert hat, so dass sie als continuirlicher faseriger Kontour nicht mehr vortritt. Die aus erweichter Cuticularsubstanz differenzirten Fäden bilden zwar meist ein Reiserwerk oder Netze, während ein

derbes Gerüst von einer Beschaffenheit wie in Fig. 6, oder eine Anordnung derberer Fasern und feiner Fäden, wie in Fig. 7 nicht beobachtet wurden, indessen scheint es doch misslich, auf die Beschaffenheit und Anordnung der geformten Theile allein ein entscheidendes Gewicht zu legen. Es verdient deshalb auch der Umstand Beachtung, dass erweichte und geschwellte Cuticularmassen auch nach Bildung von Netzen aus ihrer Substanz eine weiche Consistenz behalten, während Prominenzen wie die in Fig. 6, 7, 9 und 10 bei Druck ihre Form nicht oder nur wenig und vorübergehend ändern, demnach eine festere Consistenz als die ersteren besitzen.

Auf Grund weiter mitzutheilender Beobachtungen muss ferner die Möglichkeit berücksichtigt werden, dass festere Theile sich wieder verflüssigen, aus flüssigen festere hervorgehen können, dass somit sowohl das in Auswachsungen als das in erweichten Schichten enthaltene geformte und ungeformte Material seine Beschaffenheit mit der Zeit verändern kann. So lässt sich vielleicht das Auftreten von Vakuolen in der anscheinend soliden Auswachsung Fig. 10 aus einer nachträglich eingetretenen Erweichung erklären.

II. Veränderungen der Aussenwand der Epidermiszellen, der Membranen der Haare und des Zellinhalts.

Ziemlich häufig ist nicht die Cuticula allein, sondern die Wandung der Zellen in ihrer ganzen Dicke oder in einem Theil derselben verändert. An den Haargliedern verdickt sich mitunter die Membran so beträchtlich, dass die Zelllichtung dadurch erheblich verengt, in einem Mittelgliede enger wird als im Endgliede; dabei bleibt die verdickte Membran homogen oder sondert sich zu 2 oder mehr Lamellen wie in Fig. 11. Seltener wurde der Eintritt einer fädigen resp. netzförmigen Differenzirung der geschwellten Membranabschnitte beobachtet, wie sie sich häufiger an den Membranen der Köpfchen entwickelt. An denselben zeigt dann nicht blos eine abgespaltene Aussenlamelle, sondern die geschwellte Membran in ihrer ganzen Dicke ein netzförmiges Gefüge, bildet eine durchbrochene Hülle für den Köpfcheninhalt, wie dies namentlich dann deutlich vortritt, wenn nach Einwirkung von Reagentien, wie schon nach Einlegen der Theile in Jodwasser, der Inhalt des Köpfchens sich von der Hülle zurückgezogen hat. Die Membran der Köpfchen spaltet sich mitunter

streckenweise nicht blos in 2, sondern in 3 Schichten, von denen bald die inneren, bald die äusseren eine grössere Dicke besitzen und in jeder Schicht können sich linsen- oder halbkugelförmige, umschriebene Auftreibungen entwickeln, die namentlich in der äusseren Schicht ziemlich auffallend vortreten, weil sie hier, meist am Scheitel des Köpfchens, knopfförmig nach Aussen prominiren. Dieselben sind anfangs homogen und mehr oder weniger glänzend und zum Theil braun gefärbt, später tritt in einzelnen, wie in den ganzen Membranenlamellen eine Differenzirung zu Fäden oder zu diesen und zu Körnchen ein. Während in manchen Auftreibungen die fädigen Theile ohne bestimmte Anordnung nach verschiedenen Richtungen hin orientirt sind, finden sich andere, in denen die Fäden mehr oder weniger parallel der langen Axe verlaufen oder fächerartig, in Form gerader, kürzerer und längerer, zum Theil ziemlich dicker Stäbchen, nach der Scheitelregion convergiren.

An den Aussenwandungen der Epidermiszellen tritt im Bereiche der Stellen mit veränderter Cuticula eine feinfädig-körnige Zeichnung häufiger und deutlicher vor als sonst. Die Körnchen und Fäden sind zum Theil derber und dunkler als sonst, treten in grösserer Verbreitung auf und nicht selten erscheint die Membran in einem Theil ihrer Dicke oder in ihrer ganzen Dicke durchsetzt von sehr engmaschigen Fadennetzen und hat gleichzeitig unter Verlust ihres Glanzes ein trübes Aussehen bekommen, Fig. 23 und 24. In Fig. 24 senken sich einzelne Fäden der wandständigen Plasmaschicht in den genetzten Membranabschnitt ein. Andere Male treten innerhalb der Membranen und ebenfalls unter Verlust ihres Glanzes zahlreiche längere und etwas derbere Fäden und Fasern auf, die zum Theil reiserförmig verzweigt sind und vielfach untereinander zusammenhängen, aber keine Netze bilden. So ist an dem Durchschnitt von 3 Epidermiszellen, Fig. 25, an der Zelle links die Aussenwand unterhalb des Fadenwerks der verdickten Cuticula noch unverändert, während die Aussenwände der beiden anderen Zellen Fadenwerke von wechselndem Charakter enthalten, die sich von dem Fadenwerk der Cuticula nicht trennen lassen und die Membrane in ihrer ganzen Dicke durchsetzen. An Stelle eines glatten, fortlaufenden inneren Membrankontours treten einzelne die Zelllichtung begrenzende Fäden vor.

Da von mir der Nachweis geführt worden ist, dass die Mem-

branen Chlorophyllkörper und Protoplasmakörner einschliessen, dass Fäden wandständigen Plasmas mit der Zellwand verschmelzen oder in dieselbe eindringen, dass ferner bei Solidifikation der Interzellularräume die protoplasmatischen, in den letzteren enthaltenen Massen so lange als Einflüsse der neugebildeten Membransubstanz sichtbar bleiben als die letztere noch keine grössere Dichtigkeit erreicht hat, liegt natürlich die Vermuthung nahe, dass faserige und fädige Bildungen der Membranen, die ihrer Form und Anordnung nach an die des intracellularen Protoplasma erinnern, auch protoplasmatische Theile einschliessen. An Stellen, wo die Membranen ihren Glanz verloren und Fadenwerke oder Netze deutlicher vortreten, die grosse Aehnlichkeit mit denen des Protoplasma besitzen, handelt es sich deshalb vielleicht um ein zartes, im Wesentlichen protoplasmatisches Gerüst, das nach Schwund eines grossen Theils der Cellulose zurückgeblieben ist oder erst während des Schwundes der Cellulose sich aus anders angeordneten und vertheilten protoplasmatischen Theilen entwickelt hat. Es soll damit weder behauptet werden, dass ein solches Gerüst genau dieselbe chemische Constitution besitzt, wie die intracellulären Gerüste oder wie die protoplasmatischen Einschlüsse der noch ganz unveränderten Membran, sondern nur auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen werden, dass in seine Zusammensetzung protoplasmatische Theile eingehen.

Schon im Bereiche von unveränderten Membranabschnitten enthalten die Epidermiszellen hie und da rundliche, bräunlich gefärbte, fein granulirte Plasmamassen, in denen einzelne etwas derbere Körnchen und Fäden vortreten, häufiger finden sich dagegen Färbungen und Veränderungen des geformten Inhalts der Epidermiszellen, wenn ihre Membranen die beschriebenen Metamorphosen erfahren haben. Die wandständigen Plasmaschichten nehmen eine schwache, lichtgelbbraune Färbung an, deren Intensität allmählich zunimmt, während gleichzeitig die Granulirung eine derbere wird. Einzelne Knotenpunkte verdicken sich und verschmelzen zu derberen, unregelmässig geformten, eckigen, glänzenden Körnern, zwischen denen nur noch vereinzelte Fäden wahrzunehmen sind. Mit Zunahme der Dicke der Körner wird die braune Färbung dunkler und schliesslich scheinen die Körner untereinander zu einer compakten Masse zu verschmelzen. Auch die Theile des Köpfchenplasmas sind häufig in grösserer oder geringerer Ausdehnung braun gefärbt und die gleiche Färbung hatte ein paar Mal auch das körnig-fädige Plasma der basalen Haarglieder angenommen (Fig. 28).

Verhalten der metamorphosirten Membranen zu Farbstoffen und zu chemischen Reagentien.

Die im Vorstehenden beschriebenen Veränderungen der Membranen zeigten dieselbe Beschaffenheit, wenn die Theile in der gewöhnlich benutzten 1 proc. Zuckerlösung untersucht wurde, als wenn als Zusatzflüssigkeit der ausgedrückte Saft der Blattstiele verwendet oder ohne Zusatzflüssigkeit untersucht wurde. Auch nach monatelangem Liegen der Blattstiele in Alkohol zeigten die veränderten Membranabschnitte kein von dem der frisch untersuchten Theile wesentlich abweichendes Verhalten; auch die homogenen Schichten erweichter Cutikularsubstanz boten das gleiche Aussehen wie früher, waren nicht körnig geworden.

In der grossen Mehrzahl der Haarglieder mit veränderten Membranen und auch in solchen die von massigen Schichten homogener oder genetzter Substanz umschlossen waren, war die Protoplasmaströmung in vollem Gang, in anderen war sie zwar erloschen, aber der Protoplasmaschlauch noch wandständig und einzelne Stränge in schlängelnder oder zitternder Bewegung. Nur in vereinzelten Gliedern hatte sich das von der Wand abgelöste Protoplasma zu rundlichen oder länglichen Massen zusammengeballt und die Membranen dieser Glieder waren bald in der bezeichneten Weise verändert, bald ganz unverändert.

Hanstein macht die Angabe, dass in den von ihm bezüglich der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen untersuchten Pflanzen durch eine alkoholische Lösung von Anilinviolett und Rosanilin das Protoplasma violettroth, Harz meist reinblau, Gummi und die ihm verwandten Amyloide in verschiedenen rothen Tönen gefärbt werden. Bei Pelargonium waren die unveränderten Membranen und die Kerne mehr oder weniger lebhaft violett gefärbt, in geringerem Grade das Protoplasma, während die veränderten Membranabschnitte sowohl rücksichtlich ihrer Färbbarkeit als bezüglich der Art der Färbung ein ziemlich wechselndes Verhalten darboten. Die in Haufen zusammenliegenden Körner und Körnchen hatten eine sehr wechselnd dunkle Färbung angenommen, waren bald tiefer als die Membranen, bald nur blass violett und mitunter gar nicht gefärbt; ziemlich häufig waren die derselben Gruppe angehörigen Körner und Körnchen zum Theil dunkel, zum Theil schwach oder gar nicht gefärbt. Rundliche oder streifige Plaques fein und dicht granulirter Cutikularsubstanz

waren meist dunkler violett als die Membran, einzelne derbere knotige Verdickungen der Cuticula nicht violett, sondern tief roth gefärbt. Kleine wie umfangreichere erweichte, geschwellte, homogene Cuticularschichten sind nicht oder schwächer violett als die Membranen, mitunter aber stärker als die letzteren gefärbt; erweichte und geschwellte, den Scheitel der Köpfchen der Haare einnehmende Schichten hatten mitunter, ebenso wie umschriebene knotige Verdickungen, eine tiefrothe Färbung angenommen. Die erweichten und netzförmig differenzirten Schichten waren meist violett gefärbt, der Inhalt grösserer Vakuolen und weiterer Maschen bald ebenso stark wie die umgebenden geformten Theile, bald schwächer oder gar nicht. Die in umschriebenen Auswachsungen enthaltenen Körnchen, Körner, Fäden und Stränge sind bald sämmtlich, bald nur theilweise violett gefärbt, mitunter vorwiegend in den inneren, anderemale in den peripheren Abschnitten der ersteren oder es sind gefärbte und ungefärbte Theile durch die ganze Auswachsung vertheilt. Vereinzelt fanden sich ganz ungefärbte kleinere und grössere Auswachsungen neben anderen gefärbten. Eine ungefärbte körnig-fädige Auswachsung schloss 2 tiefroth gefärbte homogene Körner ein.

Eine reine Blaufärbung war nirgends, weder in den Zellen, noch an den Membranen eingetreten. Braun oder grün gefärbte Auswachsungen und ebenso gefärbte Schichten erweichter, geschwellter, fädig differenzirter Cutikula hatten von dem Anilingemisch keine Färbung angenommen.

Ganz ähnliche Verschiedenheiten in der Tiefe der Färbung, wie nach Anwendung des Hanstein'schen Anilingemisches, zeigten die veränderten Membranabschnitte nach Färbung durch Methylgrün.

In Alkannatinktur waren die unveränderten Membranen ungefärbt geblieben oder hatten sich blass braunroth gefärbt. Die veränderten Membranabschnitte haben eine blass oder dunkler rothviolette oder rothbraune Färbung angenommen, namentlich tief sind homogene Schichten erweichter, geschwellter Cuticula und die kleineren körnigen und knotigen Auswachsungen gefärbt, während die grösseren beträchtlich über das Niveau der Membran prominirenden häufig nur blass violett gefärbt waren. Protoplasma, Kerne und Chlorophyllkörper waren blassroth oder blassrothbraun gefärbt. Zinnoberroth waren weder Inhaltskörper der Zellen noch veränderte Membranabschnitte gefärbt.

Werden abgezogene Streifen der Epidermis in absolutem

Alkohol gekocht, so bleiben die geformten Theile der metamorphosirten Membranabschnitte, mit Ausnahme der Netze, unverändert. Sowohl Fäden, Fasern und Stränge als blasse, feine und derbere, stärker glänzende Körnchen, wie Knoten und kleine Körner treten in ganz derselben Weise vor, wie an frisch untersuchten Präparaten. Nur die Netzschichten haben ein anderes Aussehen gewonnen und mitunter bis zu einem Grade, dass man sie anfangs gar nicht wiedererkennt. So sind stellenweise die Septen zur Bildung homogener, mattglänzender Massen verschmolzen, hie und da treten im Innern von Netzschichten nur isolirte Knoten und derbe Stränge vor, die aus Septen hervorgegangen zu sein scheinen, deren Fäden sich zum Theil von ihren Knotenpunkten abgelöst haben und dann theils untereinander, theils mit den letzteren verschmolzen sind, andere Male sind in ursprünglich weitmaschigeren Netzschichten die Septen vielfach verzerrt, ihre Fäden zum Theil dicht aneinandergelagert, zum Theil zerrissen, die Maschen sehr unregelmässig geformt, die ganze Schicht zerklüftet und nur an einzelnen Stellen noch unverändert.

Ob durch den kochenden Alkohol aus den Lücken zwischen den geformten Theilen innerhalb faserig differenzirter Schwellungen, wie innerhalb umschriebener, umfangreicherer Auswachsungen eine in dem ersteren lösliche Substanz ausgezogen wird, lässt sich nicht entscheiden, wenn die geformten Theile ziemlich dicht eingelagert sind. Dagegen war dies entschieden öfter der Fall bei homogenen oder Fasern und Körnchen nur in geringer Menge einschliessenden Schwellungen der Cuticula, die dann ein merklich lichteres Aussehen erlangt hatten als gewöhnlich. Bauchig prominirende, mit verdichteter Rindenschicht versehene Schwellungen der Cuticula machen dann ganz den Eindruck, als habe sich eine Cuticula von der Membran in Form einer Blase abgehoben. An Stellen, wo in der vermeintlichen Cuticula kleinere und grössere Lücken vorhanden sind, tritt an Stelle des glänzenden faserigen Contours der verdichteten Rindenschicht die sehr zarte und blasse Grenzlinie einer homogenen, sehr schwach brechenden Substanz vor, die nach Entfernung der in heissem Alkohol löslichen Bestandtheile zurückgeblieben ist. Es können unter diesen Umständen Schwellungen der Cuticula, die nur wenige Fasern einschliessen, leicht ganz übersehen werden, da es auf den ersten Blick scheint, als wenn die Fasern frei in der Umgebung der Membran lägen.

In wässeriger Jod-Jodkaliumlösung wie in Chlorzinkjodlösung sind die veränderten Membranabschnitte bald ebenso,

bald tiefer oder schwächer als die unveränderten Membranen gefärbt, mitunter aber nur theilweise oder gar nicht. Manche der umschriebenen umfangreicheren Auswachsungen hatten in Chlorzinkjodlösung eine lichtere oder dunklere, schmutzigviolette Färbung angenommen; die Färbung betraf vorwiegend die faserigen und fädigen Theile.

Durch das MILLON'SCHE Reagenz [1]) wurde weder in den Zellen noch in den veränderten Membranabschnitten, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur oder nach Erwärmen eine rothe Färbung erzeugt.

Waren abgezogene Streifen der Oberhaut der Blattstiele einige Minuten oder länger mit erwärmter, concentrirter Salzsäure behandelt worden, so hatten sich häufig die Kerne der kurzgliedrigen Haare roth oder violett gefärbt, am dunkelsten das Kernkörperchen; beim Ausbleiben der Kernfärbung war das letztere mitunter allein gefärbt. Mitunter hatte auch der Inhalt der Köpfchen und der Haarglieder eine blassrosa Färbung angenommen. Ausserdem war eine Färbung weder im Protoplasma noch an den Membranen eingetreten.

Nach Behandlung mit concentrirter Salpetersäure werden die Membranen und das Protoplasma meist ganz blassgelb gefärbt, die Kerne ziemlich regelmässig gelb oder gelbbraun, ebenso mitunter einzelne derbere vom Kern abgehende Stränge. Die veränderten Membranabschnitte blieben zum grossen Theil ganz ungefärbt, einzelne waren ebenso blass wie die Membran, wenige dunkler als diese gefärbt. Auf nachträglichen Zusatz von Ammoniak hatten bald nur die Kerne, bald auch das Protoplasma und die unveränderten Membranen eine lebbaftere gelbe, braune oder graublaue Färbung angenommen. Einzelne Querscheidewände der Haarglieder waren erheblich dunkler als die übrigen Membranen gefärbt, der Inhalt der Haarköpfchen dunkler als der Inhalt der Haarglieder. Ein Theil der in Form umfangreicherer Prominenzen vortretenden Auswachsungen hatte eine dunklere, gelbe oder hell- bis dunkelbraune Färbung angenommen.

Bekanntlich tritt nach Einwirkung von Jod, Jod-Schwefelsäure oder Chlorzinkjodlösung eine Blaufärbung der Cellulosemembranen nichts weniger als regelmässig ein und so wenig man aus dem Ausbleiben dieser Reaktion auf das Nichtvorhandensein von Cel-

[1]) Das Reagenz war theils in der gewöhnlichen, theils in der von C. KRUKENBERG (Grundriss der medic. chemischen Analyse S. 30) angegebenen Weise angewendet worden.

lulose schliessen darf, ebensowenig würde es gerechtfertigt sein anzunehmen, dass die Auswachsungen nur dann Cellulose enthalten oder einen dieser nahestehenden Körper, wenn sie eine violette Färbung nach der Behandlung mit Chlorzinkjodlösung angenommen haben. Ebenso weisst zwar das Auftreten einer dunkleren Färbung einzelner prominirender Auswachsungen nach Behandlung der Theile mit Salpetersäure und Ammoniak auf einen Gehalt von Proteinverbindungen hin, es geht aber aus dem Ausbleiben dieser Reaktion nicht hervor, dass ein solcher Gehalt fehlt, da nicht blos die unveränderten Membranen, sondern auch das Protoplasma mitunter keine merkliche Färbung nach Behandlung mit Salpetersäure wie mit Salpetersäure und Ammoniak angenommen haben.

Auf Zusatz von Essigsäure ändern Körner, knotige Auftreibungen, feingranulirte wie feinkörnig-fädige Schichten und ebenso prominirende umschriebene Auswachsungen ihre Beschaffenheit nicht merklich. Ebenso blieben manche Schichten homogener, geschwellter, vakuolenhaltiger oder vakuolenfreier Cutikularsubstanz ganz unverändert, andere veränderten unter Quellung nur ihre Form und in noch anderen bildete sich eine körnig-fädige Rindenschicht oder es erhielt auch ihr Inneres eine blass und fein granulirte Beschaffenheit. In Netzschichten treten die Septen schärfer vor, dann werden die feineren, engere Maschen umschliessenden Septen blasser und dicker, die umschlossenen Maschen verengen sich entsprechend und schwinden stellenweise ganz, so dass es zur Bildung homogener Substanzschichten kommt, die von derberfädigen Septen mit weiteren Maschen umschlossen werden.

Auf Zusatz von Salzsäure verblassen oder schwinden der veränderten Cuticula angehörige Anhäufungen feinkörniger Substanz, während glänzende Körner theils ebenfalls verblassen und eine sehr blasse, feinkörnige Substanz zurücklassen, theils zu derberen Körnchen, mitunter nach vorgängiger Aufhellung ihres Innern zerfallen.

Grün gefärbte homogene, granulirte, feinkörnig-kurzfädige wie genetzte Schollen der Cuticula werden auf Zusatz von absolutem Alkohol zum Präparat bald sehr rasch, bald allmählich, im Verlaufe von 10—15 Minuten entfärbt. Nach Zusatz von Essigsäure erfolgte die Entfärbung meist innerhalb 5 Minuten. Von nur angeschwemmten Chlorophyllkörpern lassen sich an Flächenbildern die grünen platten- oder schollenförmigen Verdickungen der Cuticula zum Theil schon durch ihre viel beträchtlichere Grösse und die unregelmässi-

gen Kontouren unterscheiden, zum Theil dadurch, dass sie nur gefärbte Einschlüsse oder Anhängsel einer umfangreicheren homogenen, granulirten oder genetzten, übrigens ungefärbten Schwellung der Cuticula sind, oder dadurch, dass die gefärbten Abschnitte ohne alle deutliche Contourirung ganz allmählich in die umgebende unveränderte und nicht gefärbte Cuticula auslaufen. Ausserdem schwimmen der Membran nur aufgelagerte Partikel des Zellinhalts fort, wenn durch Druck auf das Deckgläschen oder durch Zusatz von Flüssigkeit zum Präparat Strömungen hervorgerufen werden.

Bei kürzerer oder längerer Einwirkung von Liq. Kali caustic. kam es zu mehr oder minder beträchtlichen Quellungen der metamorphosirten Membranabschnitte und auf nachträglichen Zusatz von Wasser, ebenso bei Kochen der Oberhautstreifen in 5 proc. Kalilösung, vielfach zur vollständigen Ablösung umfangreicherer Erweichungsschichten oder Auswachsungen von den nicht oder nur in geringerem Grade veränderten Membranabschnitten. Es treten unter diesen Umständen manche Veränderungen und Strukturverhältnisse deutlicher hervor, als es sonst der Fall ist, so die Aufblätterung der Membranen zu einzelnen Lamellen, umschriebene Schwellungen einzelner Lamellen, wie der vollständige oder unvollständige Defect der Membranen an Stellen, wo dieselben in ihrer ganzen Dicke oder theilweise sich zu Fäden und Körnchen oder zu Netzen differenzirt hatten.

Den abgelösten Oberhautlamellen wurde nur die zu ihrem Einschluss nöthige Menge der Zuckerlösung und nach Einstellung eines veränderten Membranabschnittes, dem Präparate ein kleiner Tropfen Liq. Kali caustic. zugesetzt.

Die kleineren braunen oder ungefärbten, linsen- oder spindelförmigen, homogenen oder geformte Theile einschliessenden Schwellungskörper werden nicht oder nicht erheblich verändert, nicht oder nur in geringem Grade entfärbt. Umfangreichere homogene Erweichungsschichten quellen dagegen mehr oder weniger rasch und beträchtlich auf, werden schwächer lichtbrechend und braun gefärbte mehr oder weniger entfärbt. Dann differenziren sich aus ihrer Substanz meist sehr dicht gestellte feine und blasse Körnchen, wie kurze Fäden, daneben öfter auch stärker glänzende Körnchen die mit den ersteren mitunter nachträglich zu stärker brechenden Körnern wie zu strang- oder wurstförmigen Gebilden verschmelzen. Ein Paar Mal zeigten dagegen vakuolisirte wie ganz homogene Erweichungsschichten ein abweichendes und sehr auffallendes Verhalten. Es entstanden Va-

kuolen, die ihre Form änderten, sich vergrösserten, wieder verkleinerten und schliesslich schwanden, während an anderen Stellen sich neue entwickelten. Gleichzeitig änderte die Substanz zwischen den Vakuolen ihr Brechungsvermögen und es entwickelten sich aus derselben stärker brechende Körner, Knoten, strang-, wurst- und kolbenförmige Gebilde, die ihre Form änderten, sich zurückbildeten und schwanden, während andere neu entstanden und von der Peripherie der ganzen Schicht sich gleichzeitig einzelne bisquit-, kegel- oder lanzettförmige Körper ganz abschnürten. Einmal gerieth, $\frac{3}{4}$ Stunde nach Zusatz der Kalilösung, ein kolbiges Gebilde in lebhafte oscillatorische, ein Paar Minuten lang anhaltende Bewegungen.

Die Septen von Netzschichten verschmelzen mit der in ihren Maschen enthaltenen Substanz zu einer homogenen Masse, welche weiterhin die gleichen Veränderungen erfährt, wie erweichte homogene Cuticularschichten.

Die umschriebenen, umfangreicheren, durch Auswachsungen entstandenen Prominenzen der Membran quellen mehr oder weniger stark, bald rasch, bald langsam, mitunter erst im Verlauf einer Viertelstunde, hellen sich unter Verblassen ihrer feineren Körnchen und Fäden auf, während derbere, wie knotige oder strangförmige Gebilde und kleine Körner häufig deutlich bleiben und sich nicht oder nicht erheblich verändern.

Auf nachträglichen Zusatz von Wasser treten in manchen ursprünglich homogenen Schichten erweichter Cutikularsubstanz keine erheblichen Veränderungen ein, in den meisten Fällen kommt es dagegen zu einer plötzlichen vermehrten Schwellung und zu einer Trübung der blassen, körnig-fädigen Masse oder auch zu einem Zerfliessen derselben unter Hinterlassung von grösseren und kleineren, scholligen oder fetzigen Rückständen.

Auch körnig-fädige umschriebene Prominenzen bleiben mitunter nach Wasserzusatz ziemlich unverändert, meist tritt aber ein rasches Aufquellen oder auch ein Zerfliessen derselben ein, andere Male bildete sich eine dichtere, körnig-fädige Hülle.

Mitunter schon nach Zusatz der unveränderten Kalilösung, viel häufiger aber bei nachträglichem Wasserzusatz und wiederholtem Druck auf das Deckgläschen (und ziemlich regelmässig nach Kochen der Oberhaut in ·5 proc. Kalilösung) lösen sich die gequollenen Massen ganz oder in grösserer oder geringerer Ausdehnung von den Membranen ab und lassen die letzteren frei vortreten. Man überzeugt sich dann sehr leicht, dass, wie schon die

genaue Untersuchung frischer, unveränderter Präparate ergab, die Veränderungen der Cuticula oder der obersten Membranschicht keineswegs immer die Ausdehnung wie die aufliegenden Erweichungsschichten oder die umschriebenen prominirenden Auswachsungen besitzen, sondern dass sich sehr häufig die erweichten Massen über die umgebenden, nicht oder in beschränkter Ausdehnung veränderten Membranabschnitte ausgebreitet und dass Auswachsungen dieselben überwachsen haben.

Es tritt dann im Durchschnittsbild die Cuticula entweder als ein continuirlicher faseriger Saum an den betreffenden Stellen hervor oder die Lücken desselben sind kleiner als der Umfang vor der Kalibehandlung vorhandenen erweichten oder erweichten und differenzirten Schichten, während von den durch Auswachsungen entstandenen Prominenzen häufig nur schmälere fetzige, faserige Reste zurückbleiben, die bei Druck auf das Deckgläschen hin und her flottiren, aber nicht fortschwimmen, da sie in der veränderten Cuticula oder in der oberflächlichen Membranschicht wurzeln. Wie schon bei Untersuchung der frischen Präparate, zeigte sich auch nach der Kalibehandlung, dass keineswegs immer der Uebergang der unveränderten Membranabschnitte in veränderte ein allmähliger ist, sondern dass sehr häufig in der unmittelbaren Umgebung von umfangreichen, aus Schwellungen oder Auswachsungen hervorgegangenen Massen die Cuticula unverändert oder nur wenig verdickt ist. Wenn die aus der Metamorphose der Köpfchenmembranen hervorgegangenen, die Köpfchen umscheidenden Massen beträchtlichere Dimensionen erreicht haben, lässt sich die Beschaffenheit der weniger veränderten Membranabschnitte häufig nicht deutlich wahrnehmen, während dies nach der Behandlung mit Liq. Kali c. und Wasser und namentlich nach Kochen der Oberhautlamellen in 5-proc. Kalisolution leicht gelingt. Man findet dann neben den Abschnitten, wo die Membran nur verdickt oder verdickt und körnig-fädig differenzirt oder auch mit fädigen Auswachsungen besetzt ist, andere, wo eine Spaltung in eine innere und äussere Lamelle erfolgt ist, oder wo sie sich, meist nur in geringerer Ausdehnung, zu mehreren in Folge der Behandlung von einander gewichenen Lamellen aufgeblättert hat. Die Spalten zwischen den letzteren sind leer oder schliessen nur spärliche Körnchen und kurze, feine Fäden ein. Die Membran weist aber auch Lücken auf, die ohne Zweifel Stellen entsprechen, wo sie erweicht oder auch zu Netzen differenzirt war, und zwar treten diese Lücken bald nur im Bereiche der äusseren Membranlamelle auf,

wenn eine Sonderung der ganzen Membran zu 2 Lamellen stattgefunden hatte, bald wird, wenn eine solche Sonderung nicht eingetreten war, die Lücke durch einen Defekt der Membran in ihrer ganzen Dicke gebildet. Die Lücken sind ganz leer oder enthalten nur spärliche Reste einer blassen, körnig-fädigen Substanz. Hie und da kommt es auch vor, dass eine grössere Lücke in der Mitte noch einen isolirten Membranrest einschliesst, der im Durchschnitt als eine kurze Faser vortritt.

Da nach Einwirkung von Liq. Kali c. die metamorphosirten Membranabschnitte nicht in der gleichen Weise verändert werden, die Quellung der Theile eine ungleich starke ist, derbere Fasern und Knoten, sowie kleinere, umschriebene Schwellungen häufig keine oder keine erhebliche Aenderung ihrer Beschaffenheit erfahren, lässt sich vermuthen, dass theils der Wassergehalt der Theile ein verschiedener, theils aber auch ihre chemische Beschaffenheit nicht überall die gleiche ist. Auch das wechselnde Verhalten der veränderten Membranen und der aus ihnen hervorgegangenen neuen Formelemente zu Essigsäure, weist auf ihre ungleiche chemische Zusammensetzung hin.

Nach den mitgetheilten Befunden sind an den Membranen, resp. an der Cuticula, zunächst weniger auffallende Bildungen nachweisbar, in Betreff welcher es im einzelnen Fall dahingestellt bleiben muss, ob und in welcher Weise sie sich weiter verändern, so die knotigen Verdickungen, die zerstreut oder gruppenweise auftretenden Körner und Körnchen, die rundlichen oder in Form von faserigen oder bandartigen Bildungen auftretenden Anhäufungen von sehr fein und dicht granulirter Substanz. Die Knoten, Körner und Körnchen sind mitunter grün gefärbt, die Körner vakuolisirt und die Körner und Knoten mit fädigen Auswachsungen besetzt. Haufen dicht gestellter Körner verschmelzen vielleicht zur Bildung der umschriebenen Schichten fein und blass granulirter Substanz, oder es entwickeln sich aus ihnen die Stroma- und Hüllentheile der in morphologischer Beziehung Kernen vollständig gleichwerthigen Gebilde, wenn diese und ebenso die ersteren nicht aus Differenzirung umschriebener homogener Erweichungsheerde hervorgehen. Die auffallenderen Veränderungen bestehen in der Entwicklung von Auswachsungen aus der Cuticula oder — an den Endgliedern und Köpfchen der Haare, denen eine Cuticula fehlt — aus der Substanz der Membran selbst und in dem Auftreten von Erweichungsheerden, welche einen mächtigen Umfang erreichen können, bald nur die Cuticula oder oberflächliche

Membranschicht, bald auch die tieferen Membranschichten betreffen und häufig zu einer Desorganisation der Membran in ihrer ganzen Dicke führen.

Die Auswachsungen treten auf in Form von bald vereinzelt vorsprossenden, bald über ganzen Zellreihen einen flaumartigen Besatz bildenden Fasern, oder, wenn sie sich von umschriebenen Stellen aus weiter entwickelt haben, in Form grösserer, wallartiger oder kegelförmiger Prominenzen mit glatter oder durch frei vorstehende Fasern und Fäden unregelmässiger Begrenzung und bestehen meist aus körnig-fädiger Substanz von wechselnder Beschaffenheit, enthalten mitunter derbere Fasergerüste, andere Male neben Fadenwerken grössere oder geringere Mengen dicht und feinkörniger, gegen Druck ziemlich resistenter Substanz. Manche ausgewachsene Massen sind ganz, andere theilweise grün gefärbt, schliessen grüne homogene oder körnige, Chlorophyllkörpern ähnliche Körner ein.

Die Erweichungen gehen von der Cuticula oder der obersten Membranschicht aus, haben bald nur den Durchmesser eines Chlorophyllkorns oder Kerns, bald erstrecken sie sich mit unregelmässiger Begrenzung über ein paar Zellen, bilden flache oder mehr oder weniger nach Aussen prominirende Schichten und bestehen anfänglich ganz aus homogener Substanz. Durch partielle Verdichtung der letzteren kommt es bald nur zur Bildung eines glänzenden, faserigen, mitunter durch eine Reihe Körnchen unterbrochenen Grenzsaums oder einer die erweichte Schicht ganz oder theilweise überziehenden, im Durchschnitt in Form eines faserigen Contours vortretenden Hülle, bald entwickeln sich meist von einer verdichteten Hülle umschlossene Vakuolen oder es differenzirt sich die erweichte Substanz zu weit- oder engmaschigen Netzen deren Maschen homogene oder sehr feine und blass granulirte Substanz einschliessen. Die Netze, wie die homogene Heerdsubstanz besitzen sehr häufig eine licht oder dunkler braune, seltener eine grüne Färbung.

Die Chlorophyllkörper und die ihnen nach Färbung und Beschaffenheit ähnlichen Bildungen in den Membranen von Pflanzenzellen, wie sie von mir bei Pelargonium und früher in den Membranen der Zellen anderer Pflanzen gefunden wurden, haben einen verschiedenen Ursprung.

In den durch Abscheidung von Cellulose solid gewordenen Intercellularräumen des Collenchyms der hypokotylen Stengelglie-

der junger Ricinuspflanzen [1]) sind neben körnig-fädigem Protoplasma auch Chlorophyllkörper enthalten, die auch dann noch deutlich vortreten, wenn innerhalb der Cellulose die Körnchen und Fäden des Protoplasma bereits sehr undeutlich geworden oder ganz verschwunden sind. Die in den Wandungen der Epidermis- und Mesophyllzellen der Blätter von Rhododendron und in den Aussen- und Seitenwandungen der Epidermiszellen der Blätter von Dracaena [2]) von mir wahrgenommenen Chlorophyllkörper machen den Eindruck, als seien sie in die Membranen eingesprengt, sind aber sehr wahrscheinlich in der gleichen Weise als Einschlüsse des Protoplasma aufzufassen, die nach Abscheidung der Cellulose noch scharf vortreten und deren Vorkommen hier natürlich sehr überraschen und befremden muss, wenn man die Membran als ein Absonderungsprodukt der Zelle auffasst. Schon die ersten darüber an den Wandungen der Epidermiszellen von Rhododendron gemachten Befunde veranlassten mich, diese Ansicht als eine nicht wahrscheinliche zu bezeichnen; es schien vielmehr nach denselben, „als sei die Membran nicht als eine accessorische, vom Protoplasma abgeschiedene Hülle der Zelle aufzufassen, sondern als Protoplasma, welches durch Dichter- und Festerwerden der flüssigen, die Netze einschliessenden Substanz ein nahezu oder ganz homogenes Aussehen wie eine veränderte chemische und physikalische Beschaffenheit erhalten hat, und dafür spricht auch das hie und da beobachtete Vorkommen von Chlorophyllkörpern und von gefärbten Netztheilen, nicht nur in den Lücken, sondern auch in der Substanz der Scheidewände, in die sie wie eingesprengt erscheinen, und ebenso der ziemlich häufig zu beobachtende Uebergang von homogenen Membranabschnitten in solche, in denen Fäden und Knotenpunkte noch unterschieden werden können und in denen der Zusammenhang der letzteren mit Theilen der angrenzenden intracellulären Netze sich noch nachweisen lässt.“

In der Cuticula der Epidermiszellen von Dracaena [3]) finden sich, vereinzelt oder gruppenweise eingestreut, auch gelbe, gelbgrüne oder grüne Körnchen, homogene oder körnige Körner von der gleichen Färbung, die den doppelten bis dreifachen Durch-

---

[1]) Zur Lehre von der Bildung der Membran der Pflanzenzellen. Jen. Zeitschrift f. Naturw. Bd. 17.

[2]) Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen. S. 10, 11, 13, 15 und 16.

[3]) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen thier. und pflanzl. Zellen. S. 326.

messer eines Kernkörperchens der Epidermiszellen erreichen und grössere gelbgrüne oder grüne, homogene, körnige oder körnig-kurzfädige Körper, die zum Theil nach Form, Grösse, Beschaffenheit und Färbung eine auffallende Aehnlickeit mit Chlorophyllkörpern besitzen, zum Theil aber unregelmässig geformt sind und die letzteren auch an Grösse beträchtlich übertreffen. Ein Theil dieser, der Cuticula angehörigen, gefärbten Bildungen lässt sich wohl ebenfalls als bei der Membranbildung in der gleichen Form im Protoplasma präexistirend auffassen, andere dagegen und namentlich die umfangreicheren, an Durchschnitten in Form von mehr oder weniger stark prominirenden Auftreibungen der Cuticula vortretenden sind vielleicht erst nachträglich entstanden, da sie den in veränderten Abschnitten der Cuticula von Pelargonium enthaltenen, wie den ganz grün gefärbten Auswachsungen und Verdickungen der Cuticula ganz gleichen. Es finden sich in der Cuticula von Pelargonium grün gefärbte Theile in Form von runden oder ovalen Körnern, von vereinzelt oder gruppenweise auftretenden Körnchen, als knoten-, platten- oder schollenartige Verdickungen, die den Durchmesser eines Chlorophyllkorns oder Kerns erreichen, in Form von vereinzelt oder in grösserer Zahl auftretenden faserigen Auswachsungen und von knotigen Auftreibungen, die den Enden ausgewachsener, sonst ungefärbter Fasern aufsitzen. Ausserdem waren kleinere und grössere faserige umschriebene Prominenzen ganz oder theilweise gefärbt und mitunter zeigten auch netzförmig differenzirte Erweichungsschichten eine grüne Färbung. Manche der grünen Verdickungen der Cuticula wie der in Prominenzen eingeschlossenen grünen Körper glichen nach Form, Grösse und nach ihrer morphologischen Beschaffenheit ganz Chlorophyllkörpern, so dass man dieselben, falls sie sich innerhalb der Zellen fänden, ohne Bedenken für Chlorophyllkörper ansehen würde. Es braucht kaum ausdrücklich hervorgehoben zu werden, dass sich aus dem Nachweis des Vorkommens von Chlorophyllkörpern als Einschlüsse der Membranen und von ihnen ganz ähnlichen aber neugebildeten, theils kleineren, theils grösseren und häufig unregelmässig geformten Körpern innerhalb veränderter Abschnitte der Cuticula, keine Folgerungen über ihre funktionelle Bedeutung ableiten lassen.

Den geschilderten ganz ähnliche aber viel weniger verbreitete Veränderungen fand ich an noch in der Kapsel befindlichen, also vor äusseren Einwirkungen relativ geschützten Baumwollenfasern. Der peripheren Schicht derselben haften einzeln oder

truppweise grüne Körnchen und Fäden, wie homogene und glänzende oder granulirte grüne Körner an, ebenso grüne, flache, homogene oder undeutlich granulirte Schollen, welche den Umfang eines grossen Kerns erreichten; ziemlich häufig wurde ferner die Oberfläche der Faser eingenommen von mehr oder minder mächtigen, zum Theil nach Aussen stark prominirenden, mitunter dunkelbraune Körnchen einschliessenden Schichten körniger, körnigfädiger oder genetzter Substanz und vereinzelt fanden sich knotige, knospige, homogene oder nur einzelne braune Körnchen einschliessende Prominenzen und isolirte faserige Auswachsungen. Die veränderten Abschnitte der Fasern hafteten der unterliegenden Substanz innig an und liessen sich durch Druck auf das Deckgläschen und Strömungen der Zusatzflüssigkeit nicht ablösen. Manche Fasern zeigten eine ganze Anzahl veränderter Abschnitte, während zahlreiche andere deren überhaupt keine aufwiesen.

Ich habe die von den Membranen ausgehenden, an Durchschnitten frei vorragenden Fäden und Fasern, wie die warzen- oder papillenförmigen Prominenzen der Membranen als Auswachsungen derselben bezeichnet, was die Annahme einschliesst, dass die neugebildeten Theile nicht blos Cellulose, sondern auch lebende Substanz enthalten. Gegen diese Auffassung liesse sich zunächst einwenden, dass möglicherweise die scheinbaren Auswachsungen nur die Reste einer ursprünglich flüssigen Abscheidung darstellen, die Anfangs homogen, sich nachträglich faserig differenzirt hat und dass die zwischen den geformten Theilen übrig gebliebene Substanz eine zu geringe Dichtigkeit besitzt, um wahrgenommen werden zu können. Dagegen ist zu bemerken, dass sowohl an einzeln stehenden Fäden und Fasern als an solchen, die nur Theile einer umfangreicheren Prominenz bilden, sich nachweisen lässt, dass sie in der Membran wurzeln, was in überzeugendster Weise an einzeln stehenden längeren und derberen Fasern vortritt, die bei Druck auf das Deckgläschen hin und her flottiren, ohne sich von ihrem Insertionspunkt abzulösen, während fortgeschwemmte Partikel des Zellinhalts vorbeitreiben. Solche einzeln frei vorstehende Fasern erheben sich aber nicht nur von der Cuticula, sondern sitzen auch der Oberfläche mancher warzen- oder papillenförmiger Gebilde auf, können mithin nicht durch Differenzirung aus einer homogenen Ausscheidung entstanden sein. Der Nachweis, dass die betreffenden Formelemente direkt aus der Cuticula hervorgegangen sind, schliesst aber die Möglichkeit nicht aus, dass sie ausschliesslich aus Cellulose oder einem ver-

wandten Körper bestehen, aber keine protoplasmatischen Theile enthalten. Man könnte sich vorstellen, dass überall, wo von der Cuticula sich Fasern und Fäden vereinzelt oder zur Bildung compakterer Massen erheben, eng umschriebene Abscheidungen von Cellulose erfolgt sind, dass dieselben unter Nachrücken neu abgeschiedener Theile vorgeschoben werden und sich verdichten und dass es auf diese Weise allmählig zur Entwicklung faseriger, von der Cuticula ausgehender Bildungen kommt. Eine derartige Annahme scheint mir dagegen ungenügend zur Erklärung des Umstandes, dass häufig das Innere der Papillen und Warzen bestimmte Strukturverhältnisse zeigt, nicht blos einzelne Fasern, sondern Fasergerüste einschliesst, dass die isolirt von der Cuticula sich erhebenden Fasern nicht selten Verästelungen tragen und dass verästelte wie unverästelte Fäden häufig von der Peripherie der Papillen und Warzen wie von den knotigen Enden isolirt der Cuticula aufsitzender Fasern abgehen. Es bleibt unter diesen Umständen meines Erachtens nur die Annahme, dass es sich nicht um eine rein mechanische Abscheidung handelt, sondern um Bildung neuer, eines selbständigen Wachsthums fähiger und lebende Substanz einschliessender Formelemente. Die letzteren werden mitunter durch Chlorzinkjodlösung violett gefärbt, während das Ausbleiben dieser Reaktion nicht beweisend für das Fehlen von Cellulose oder eines derselben verwandten Körpers ist. Das wechselnde Verhalten der Auswachsungen zu Essigsäure und Aetzkalisolution scheint dafür zu sprechen, dass ihnen eine etwas verschiedene chemische Constitution zukommt.

Das Auftreten von Erweichungen und Schwellungen der Membran und die Bildung von geformter Substanz aus derselben würde für sich noch nicht auf das Vorhandensein protoplasmatischer lebender Theile in den erweichten Massen schliessen lassen, dagegen wurden an halbflüssigen homogenen Schichten Bewegungserscheinungen und an den geformten Theilen, die sich aus homogener Substanz differenzirt haben, Aenderungen ihrer Form, Abschnürungs- und Theilungsvorgänge, ihre Verflüssigung und ihre Neubildung aus homogener Substanz beobachtet, Vorgänge, die eine auffallende Analogie mit den in lebenden Pflanzenzellen von mir beobachteten darbieten und, wie mir scheint, sich ebenfalls nur auf einen Gehalt der erweichten Membranabschnitte an lebender Substanz beziehen lassen.

Spontan eintretende Aenderungen in der Beschaffenheit von erweichten und geschwellten, homogenen oder netzförmig differenzirten Schichten der Cuticula oder Membran.

Bei einer 5 Minuten bis eine Viertelstunde lang fortgesetzten Beobachtung wurde das Auftreten von Veränderungen sowohl an homogenen Erweichungsschichten als an Netzlamellen nnd Netzschichten beobachtet. Als Zusatzflüssigkeit dienten 1-proc. Zuckerlösung und Quittenschleim.

1) Homogene Erweichungsschichten. Die glänzenden, derben, in Form von Fasern oder Leisten auftretenden Contouren verändern häufig ihre Form oder verblassen und schwinden in grösserer oder geringerer Ausdehnung und können andrerseits an Stellen auftreten, wo sie vorher fehlten, wo an ihrer Stelle ein sehr zarter, blasser Contour vorhanden war oder wo ein solcher überhaupt fehlte, die erweichte Schicht ganz verwaschen und ohne alle deutliche Begrenzung auslief. Es zeigt sich ferner, dass die glänzenden Contouren gar nicht immer die Grenze der erweichten Schichten bezeichnen, da sie zusammenrücken und damit den Anschein hervorrufen können, als ob die letzteren sich verschmälerten oder verkürzten, während sie andere Male sich verlängern und auf benachbarte Membranabschnitte übergreifen, an welchen sich vorher (bei der Flächenansicht) das Vorhandensein einer erweichten Schicht der Cuticula überhaupt nicht constatiren liess. Mitunter sondert sich durch Abschnürungen eine einzige Schicht in 2 oder 3, die weiteren Veränderungen unterliegen können, und es kann nach oder ohne vorausgegangene Abschnürungsvorgänge eine ausgedehnte, z. B. an den Haaren sich üher 2 Glieder erstreckende Cuticularschicht unter Zusammenrücken ihrer glänzenden Contouren bis auf einen verhältnissmässig geringen, glänzend kontourirten oder in seiner ganzen Ausdehnung matt glänzenden Rest scheinbar schwinden. Während die glänzenden Contouren Aenderungen in ihrer Form und Ausdehnung erfahren nimmt mitunter das vorher homogene von ihnen begrenzte Plasma ein blass- und feinstreifiges oder fädiges Aussehen an.

Zur Erläuterung mögen die folgenden Beobachtungen dienen.

Eine längliche, von einem glänzenden Contour eingefasste Schicht verflüssigter Membransubstanz eines Haarglieds verkürzt sich scheinbar, indem die Contouren des oberen und unteren Umfangs sich näher rücken. Dann schwindet der Contour in der ersten Hälfte seines Umfangs und wird bald darauf auch in der

anderen Hälfte undeutlich, während gleichzeitig die vorher homogene Substanz der erweichten Substanz ein feinfädiges, schraffirtes Aussehen erhält.

Eine $\frac{2}{3}$ der Länge des Mittelgliedes eines Haares in Form eines breiten Bandes überziehende und auf das Basalglied übergreifende Erweichungsschicht besitzt auf der einen Seite einen derben und glänzenden, auf der anderen einen sehr zarten, blassen, mit zahlreichen feinen, zackigen Fortsätzen versehenen Contour. Unter Schwinden der Zacken vervollständigt sich der derbe, glänzende Contour und umschliesst die Schicht vollständig, die sich dann anscheinend rasch verschmälert, indem die beiden, ihre langen Seiten einfassenden Contouren dicht aneinander rücken. Gleichzeitig schnürt sich vom oberen Umfang der Erweichungsschicht eine glänzend contourirte rundliche Portion ab. Darauf verkürzt sich das sehr verschmälerte Band rasch bis auf die Hälfte, dann im Verlaufe einiger Minuten bis auf $\frac{1}{3}$ seiner Länge, ohne dass die Dicke seiner glänzenden Contouren zunimmt. Bei genauer Prüfung des ursprünglichen Umfangs der Erweichungsschicht zeigte sich, dass die glänzenden Contouren zwar fortrücken, ihre Form und Ausdehnung ändern können, dass dagegen die Grenzen der ersteren die anfänglichen geblieben, aber bei ihrer Zartheit nur sehr schwer zu unterscheiden sind. Längs eines Theils der Grenzlinie war an Stelle der glänzenden Contouren ein schmaler Streif sehr feiner, blasser, netzförmig verbundener Fäden getreten.

Aehnliche Vorgänge sind in Fig. 37 *a*—*c* abgebildet. Die Contouren der langgestreckten, 2 Haarglieder überziehenden und in ihrem ganzen Umfang derb und glänzend contourirten Erweichungsschicht, Fig. 37 *a*, verkürzen sich vom oberen Ende her, während links der Contour etwas weiter nach abwärts rückt. Dann schwindet der Contour rechts in seiner grössten Ausdehnung, wie am unteren Umfang und bekommt links eine weite Lücke (*b*); er vervollständigt sich zwar links wie rechts wieder unter Zurücklassung kleinerer Lücken, zeigt aber grosse Unregelmässigkeiten seiner Form, Ausbuchtungen und Einziehungen (*c*). In *b* und *c* hat die erst homogene Substanz der erweichten Schicht ein sehr zartes, fein gestricheltes Aussehen erhalten.

2) Netzlamellen und Netzschichten. Die Veränderungen derselben betreffen bald nur einzelne Septen oder einzelne Knotenpunkte und Fäden, bald erhalten ganze Netzabschnitte ein verändertes Aussehen. An einzelnen Septen wurden Ein- und Ausbiegungen der an ihrer Bildung betheiligten Fäden beobach-

tet, Verdickungen derselben wie der Knotenpunkte, Abschnürungsvorgänge, die bald nur an wenigen Stellen, bald in grösserer Ausdehnung auftreten, zur Auslösung verzweigter Reiser aus den Netzen oder zum Zerfall der Fäden zu einzelnen Körnchen führen, ferner ein bald allmählig, bald sehr rasch sich vollziehendes Verblassen und Schwinden ganzer Septen. Hie und da kommt es zum Vorsprossen neuer Fäden aus derberen Knotenpunkten und zur Umbildung kleiner Netzabschnitte, indem an Stelle engmaschiger Septen sich solche mit weiteren Maschen oder an Stelle von weitmaschigen sich engmaschigere entwickeln. Die Bewegungserscheinungen treten am auffallendsten hervor an grösseren Septen und an Vakuolen, die am Umfang von Netzschichten der Köpfchen ziemlich häufig im Durchschnitt in Form scharf gezeichneter Halbringe frei nach Aussen prominiren. Dieselben ziehen sich bald ruckweise und so rasch zusammen, dass es schlechterdings unmöglich ist, der Bewegung zu folgen, bald langsamer, der Anfangs halbkreisförmige Contour flacht sich mehr und mehr ab und legt sich schliesslich, unter völligem Schwund der Lichtung den angrenzenden, unterliegenden Netzfäden dicht an oder bildet sich zu einem homogenen Buckel zurück [1]). Bezüglich der Häufigkeit des Eintritts dieser Vorgänge zeigten die betreffenden Membranabschnitte ein sehr wechselndes Verhalten. Mitunter sind dieselben schon sehr bald nach Anfertigung des Präparats, andere Male erst nach Verlauf einer Viertelstunde an vereinzelten Septen oder an einer grösseren Zahl derselben wahrnehmbar, oder es bleiben merkliche Veränderungen, wie auch an den homogenen erweichten Schichten, ganz aus.

Die folgenden Aufzeichnungen mögen zur Erläuterung des Gesagten dienen.

Nach $^1/_4$ stündiger Beobachtung einer Netzlamelle entsteht aus mehreren mittelgrossen Septen ein einziges, grosses, gestrecktes Septum und zwar so rasch, dass sich nicht feststellen liess, welche Veränderungen dabei die vorher vorhandenen Septen erfahren haben. Das neugebildete grosse Septum theilt sich dann plötzlich und aus den Theilstücken entstehen 2 neue Septen, von de-

---

[1]) Die rasch eintretenden Contraktionen erinnern an die von Francis Darwin (Quart. Journal of microscop. science Vol. XVII) an Fäden beobachteten Contraktionen, welche nach ihm aus dem Inhalt der Köpfchen der Drüsenhaare von Dipsacus silvestris frei nach Aussen vortreten.

nen das eine sich wieder theilt, während das andere seine Form verändert und eine einseitige, rundliche Ausbuchtung erhält.

In einer Netzschicht schwindet plötzlich ein Septum, ohne dass sich an seiner Stelle weiterhin neue Formelemente entwickelten. Aus einigen engmaschigen Septen entstehen weitmaschigere und während der ferneren Beobachtung ändert sich der ganze Charakter der Netze, indem an Stelle von Septen mit mittlerer Maschenweite sich vorwiegend engmaschige entwickeln, deren Fäden sich zum Theil nachträglich verdicken.

Ein derber Netzknoten und ein mit demselben zusammenhängendes, weitmaschiges Septum verdicken sich etwas, verblassen und sondern sich theilweise zu derben Körnchen. Aus einigen kleineren Septen sind grössere, unregelmässig geformte hervorgegangen und hie und da ist es zu Abschnürungen und zum Auftreten von Lücken in den Septen gekommen.

In einer anderen Netzschicht schnüren sich hie und da Fäden von ihren Knotenpunkten ab, aus einzelnen Knoten sprossen neue Fäden vor, geöffnete Maschen schliessen sich wieder und einzelne Septen und Knotenpunkte verdicken sich.

Die unter sich gleich bleibenden Versuchsbedingungen und bei Anwendung einer indifferenten Zusatzflüssigkeit an Theilen der Netze wahrgenommenen Bewegungserscheinungen und Abschnürungsvorgänge, das Vorsprossen neuer Fäden aus Knotenpunkten, wie die Umbildungen der Septen von Netzabschnitten entsprechen genau den früher von mir an den Netzen in Zellen mit strömendem Plasma wahrgenommenen Vorgängen, es entsprechen somit die aus der verflüssigten Substanz der Cuticula oder Membran hervorgegangenen Formelemente nicht blos morphologisch, sondern — die Netze wenigstens — auch bezüglich ihres physiologischen Verhaltens den Formelementen des intracellulären Plasmas und es lässt sich meines Erachtens demnach nicht wohl bezweifeln, dass sie lebende Substanz enthalten. Das gleiche gilt aber auch von den homogenen Erweichungsschichten, da die Aenderungen in der Form und Beschaffenheit der Kontouren, das Auftreten glänzender Kontouren an Stelle zarter, wie das Schwinden der glänzenden und ebenso der Eintritt von Abschnürungsvorgängen sich nicht wohl anders auffassen lassen. Eher könnte eingewendet werden, dass die wahrgenommenen Vorgänge zwar wohl als Lebenserscheinungen zu betrachten seien, dass dieselben aber gerade so wie sie vortreten nur unter dem Einfluss der besonderen Bedingungen zu

Stande gekommen seien, unter welche die Theile versetzt worden sind. Es wurden desshalb Oberhautlamellen unter Mohnöl untersucht, aber auch dann ähnliche Vorgänge beobachtet, wie nach Zusatz der Zuckerlösung.

In homogenen Schichten cutikularen Plasmas schwinden vorhandene Vakuolen, Unebenheiten der Contouren werden ausgeglichen, es kommt zu Abschnürungsvorgängen, zu vorübergehenden partiellen Verdichtungen der homogenen Substanz und zum Verblassen ganzer Erweichungsschichten, wenn dieselben vorher ein etwas glänzendes Aussehen besessen hatten. Manche der Erweichungsschichten veränderten dagegen während einer halbstündigen Beobachtungsdauer ihre Beschaffenheit gar nicht. An Netzlamellen wurden Form- und Grössenveränderungen einzelner Septen, das Verschmelzen von Fäden zu derberen Bälkchen, das Verschmelzen der Fäden benachbarter Septen und der Septen kleiner Maschengruppen mit der in den Maschen befindlichen Substanz zur Bildung homogener Schichten beobachtet, ferner Abschnürungsvorgänge an den Fäden, das Verblassen und Schwinden derselben oder ihre Sonderung zu Körnchen oder zu kurzen Fadenstücken, während aus vorher undeutlich granulirter Substanz sich engmaschige, scharf gezeichnete Netze entwickelten, so dass die Architektur ganzer Netzabschnitte sich im Verlaufe $^1|_4$ Stunde vollständig änderte.

An Präparaten, die in durch Methylgrün gefärbter 1 proc. Zuckerlösung kurze Zeit gelegen hatten, vollzogen sich an manchen der gefärbten, genetzten oder von Vakuolen durchsetzten Erweichungsschichten ganz dieselben Veränderungen, welche an nicht gefärbten beobachtet worden waren. Sie wurden dadurch noch auffallender, dass durch Methylgrün der Vakuolen- und Mascheninhalt nicht gefärbt wird und konnten bald $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde lang an derselben genetzten oder vakuolisirten Schicht beobachtet werden, bald erloschen sie schon bald nach Anfang der Beobachtung, während andere Male die betreffenden Membranabschnitte sich überhaupt nicht veränderten. In einer theils genetzten, theils von Vakuolen durchsetzten Erweichungsschicht entstanden im Verlaufe $^1|_2$ Stunde successive erst kleinere und grössere Lücken in einzelnen Maschensepten, gleichmässige oder umschriebene knotige Verdickungen einzelner Septen, einzelne kleine Vakuolen und Septen vergrösserten sich, an Stelle anderer entwickelte sich homogene Substanz, die sich dann wieder netzförmig differenzirte.

Es schien, als ob die unter Oel untersuchten und die durch

Methylgrün gefärbten Schichten erweichter und genetzter Cutikularsubstanz seltener sich in der bezeichneten Weise veränderten als ungefärbte und unter Anwendung der Zuckerlösung untersuchte. Da aber auch im letzteren Falle die Veränderungen keineswegs constant eintraten, lässt sich darüber nichts Bestimmtes aussagen.

Die grosse Mächtigkeit, welche die erweichten Membranschichten häufig erreichen, setzt voraus, dass durch ein System feiner, nur zum geringsten Theil durch die optischen Hülfsmittel nachweisbarer Spalten plasmatische Flüssigkeit in die Membranen eindringt und das Material für die stickstoffhaltigen und stickstofffreien Theile der erweichten und geschwellten Schichten liefert. Haben dieselben einmal eine gewisse Mächtigkeit erreicht, so machen sie nicht mehr den Eindruck einfacher Schwellungen, sondern wegen ihrer Massenhaftigkeit den von Sekretionsprodukten.

Veränderungen homogener und genetzter Schichten der erweichten und geschwellten Cuticula oder Membran unter dem Einfluss von Inductionsströmen.

Leitet man Induktionsströme bei 50—60 Mm. Rollenabstand durch das Präparat, so entwickeln sich in den homogenen wie in den genetzten erweichten Schichten mitunter Veränderungen, die ihrer Art nach zum Theil ganz denen entsprechen, welche schon spontan, d. h. ohne nachweisbare Veranlassung entstehen.

1) Homogene Erweichungsschichten. Sehr häufig treten in denselben, auch bei bis 5 Minuten lang fortgesetztem Einleiten der Ströme keine Veränderungen ein, andere Male genügt dagegen schon ein momentanes einmaliges oder ein Paar Mal wiederholtes Einleiten, um die lebhaftesten Bewegungen und Formveränderungen hervorzurufen. Es werden Buckel, gestielte und kolbenförmige Fortsätze gebildet und zum Theil wieder eingezogen, zum Theil abgeschnürt, bandartige Fortsätze verschmälern sich zu einem Strang, der sich ruckweise und ausserordentlich schnell zusammenzieht und mit der Hauptmasse verschmilzt und häufig verändern auch die ganzen, von glänzenden Contouren eingefassten Felder erweichter Cutikularsubstanz ihre Form und die Länge ihrer Durchmesser. Gleichzeitig ändern häufig die Contouren ihre Beschaffenheit, glänzende Contouren verdicken sich oder schwinden oder treten an Stelle sehr zarter und blasser Contouren auf. Innerhalb der erweichten Substanz kommt es mitunter zur Bildung von Vakuolen oder zu einer Sonderung der ersteren zu helleren

und dunkleren Portionen, ausserdem, wenn hie und da Gruppen von Körnchen eingestreut waren, zum Verschmelzen derselben und zur Bildung von Fäden, Fadenringen und kleinen Knoten.

Die Deutung der an den homogenen Erweichungsschichten wahrgenommenen Vorgänge unterliegt desshalb Schwierigkeiten, weil sie meist sehr rasch ablaufen und sich im Voraus nicht angeben lässt, von welcher Stelle aus und in welcher Weise sie sich entwickeln werden. Man wird desshalb durch dieselben auch dann überrascht, wenn man auf ihren Eintritt gewartet hat. In den einfachsten Fällen handelt es sich um Bildung glänzender Contouren an Stelle von sehr blassen und zarten oder um Verschwinden der glänzenden Contouren und um Auftreten zarter, also um Bildung einer stärker brechenden, dichteren, faserförmigen Grenzschicht oder um Bildung weniger dichter, schwächer brechender Substanz aus einer solchen. An einer und derselben Erweichungsschicht können so an wechselnden Stellen ihrer Peripherie Verdichtungen entstehen und wieder schwinden, ohne dass die Ausdehnung und Form der ganzen Schicht, abgesehen von hie und da eintretenden Unregelmässigkeiten der Contouren, Einziehungen und Ausbuchtungen derselben, eine erhebliche Aenderung erführe. Ihre nicht selten zu beobachtende Grössenzunahme ist nur eine scheinbare, wenn sie in ihrer ganzen Ausdehnung Anfangs nicht begrenzt werden konnte, sondern erst mit weiterem Ausgreifen der glänzenden Contouren auf Abschnitte, die sich nicht begrenzen liessen oder nur sehr zart kontourirt waren. Sehr häufig dagegen scheint es, als ob glänzend contourirte Schichten sich verkleinerten; die Contouren rücken von 2 gegenüberliegenden Seiten oder im ganzen Umfang der Schicht rasch zusammen und die von ihnen dann noch umgrenzte Schicht repräsentirt häufig nur einen geringen Theil ihrer ursprünglichen Ausdehnung, so dass man den Eindruck erhält, als habe sie sich auf ein sehr kleines Volumen zusammengezogen. Das gleichzeitige Statthaben einer Dickenzunahme derselben bei Abnahme der Flächenausdehnung konnte dagegen nur in einzelnen Fällen nachgewiesen werden, meist schien das Zusammenrücken der Contouren auf einer von den Randpartien ausgehenden und nach Art der Wellenbewegung fortschreitenden Verdichtung der Rindenzone der erweichten Schicht zu bestehen, so dass mit Fortschreiten der Verdichtung die unmittelbar vorher verdichteten Partien sich wieder verflüssigen, die Contouren sich nicht, wie es den Anschein hat, zusammenziehen, sondern während des Ablaufs des ganzen Vorgangs fortwährend neu bilden. Der

letztere erfolgt dann an sich ganz in der nämlichen Weise wie in den Fällen, wo der Wechsel in der Dichtigkeit der Erweichungsschicht auf ihre Randzone beschränkt ist, nur dass er von der letzteren aus nach Innen weiter schreitend, einen grösseren oder geringeren Theil der ganzen Rinde der Erweichungsschicht successive betheiligt. Auf ähnlichen Vorgängen beruht wahrscheinlich auch der Eintritt von Abschnürungen.

Fig. 38 *a* zeigt eine ähnliche Schicht erweichter, geschwellter Cuticula, wie Fig. 37 *a*, nur fehlt hier der glänzende Contour am Rande links fast ganz und an seiner Stelle tritt eine sehr blasse, mit feinen, zackigen Fortsätzen versehene Grenzlinie hervor. Dieselbe schwindet sofort nach Einleiten der Ströme und wird durch einen glänzenden Contour ersetzt und durch einen eben solchen die Lücken am unteren Umfang geschlossen, während im Contour rechts ein Paar kleine Lücken neu entstanden sind (*b*). Darauf verkürzt und verschmälert sich die ganze Lamelle und sondert sich in ihrem unteren Abschnitt zu mehreren kleinen Portionen (*c*), die ihre glänzenden Contouren verlieren und schwinden, während die obere Portion sich bis auf den Rest in *d* verkleinert. Dem Anschein nach war bis auf den letzteren die ganze in *a* sichtbare Lamelle geschwunden, da ihre Grenzen in der ursprünglichen Ausdehnung sich nirgends mehr feststellen liessen.

Der links glänzende Contour der Lamelle, Fig. 39 *a*, verlängerte sich zunächst spontan unter Aenderung seiner Form (*b*); auf Einleiten der Ströme dehnt er sich noch weiter nach abwärts aus und endet mit einem kleinen kegelförmigen Fortsatz (*c*). Darauf schwand der Contour an 2 Stellen unter Hinterlassung ziemlich weiter Lücken (*d*). An der ganzen rechten Seite der Lamelle fehlte jede deutliche Begrenzung.

Die Scholle erweichter Substanz der Membran eines Köpfchens, Fig. 40 *a*, besitzt am Umfang rechts einen glänzenden Contour, während derselbe links sehr zart und blass ist. Während der Beobachtung wird derselbe auch links, bis auf ein kleines Stück am unteren Umfang, derb und glänzend (*b*). Nachdem im Verlaufe einer Viertelstunde keine weiteren Veränderungen eingetreten waren, schwand nach Einleiten der Ströme der Doppelcontour sofort bis auf den unteren Abschnitt des rechten Randes (*c*), wurde in dieser Ausdehnung derber, bog sich dann von seinen Enden her ein und schloss sich unter Hinterlassung eines kleinen rundlichen, mattglänzenden Körpers zusammen, der nach der Mitte der Scholle vorrückt und sich hier noch weiter verkleinert,

während sich gleichzeitig aus der blassen Substanz der Scholle ein Paar Gruppen derber, blasser Körnchen differenziren. Der ganze Vorgang vollzog sich so rasch, dass es kaum möglich war, seinen Ablauf zu verfolgen.

Fig. 41. Bei *a* eine homogene, braune, umfangreiche Schicht Cutikularplasma vom Mittelglied eines Haars. Dieselbe wird im grössten Theil ihres Umfangs durch einen derben, glänzenden Contour begrenzt und schliesst ein Paar Körnchen und kurze Fäserchen ein. Nach 5 Minuten langer Einwirkung der Ströme ändert sich die Form und Vertheilung der Einschlüsse und es entstehen ein Paar fädige Ringe.

Da die beschriebenen Vorgänge nicht constant nach Einwirkung der Ströme und in ganz ähnlicher Weise schon spontan eintreten, lässt sich ihr Eintritt nach Einwirkung der Ströme nicht mit Sicherheit als eine Folge der letzteren auffassen, obschon dies wenigstens in den Fällen wahrscheinlich erscheint, wo die Veränderungen sofort nach Einleiten der Ströme und mit Lebhaftigkeit eintreten. Der Wechsel in der Beschaffenheit der Contouren, ihr Glänzendwerden und Verblassen, das Näheraneinanderrücken glänzender Contouren, ihr Ausgreifen auf Membranabschnitte, an denen vorher (bei Flächenansichten) überhaupt keine oder nur sehr zarte Contouren sichtbar waren, überraschen bei der grossen Schnelligkeit, mit welcher sie sich vollziehen, noch mehr als bei ihrem spontanen Eintreten.

2) Auch in den Netzschichten bewirken die Ströme nicht constant Veränderungen, die sich entwickelnden sind aber häufig durch die Schnelligkeit ihres Eintritts und Ablaufs ausgezeichnet. Ihrer Art nach entsprechen sie meist den spontan eintretenden, führen aber mitunter zu so tief greifenden Strukturveränderungen ganzer Lamellen und Schichten, dass kein Zweifel darüber bestehen kann, dass sie unter dem Einfluss der Ströme zu Stande gekommen sind.

Die an der Oberfläche von Erweichungsschichten der Köpfchenmembranen häufig nach Aussen, einzeln oder reihenweise prominirenden Maschensepten oder Vakuolen ziehen sich mit Eintritt der Ströme mitunter blitzschnell zusammen, andere Male etwas langsamer, so dass man im Stande ist, der zunehmenden Abflachung der Bögen zu folgen, die dann entweder, ganz wie bei der spontan erfolgten Zusammenziehung, mit den unterliegenden Theilen verschmelzen oder einen kleinen, homogenen, ihnen aufsitzenden Buckel bilden, mitunter aber sich nach der Zusammen-

ziehung zu einzelnen Körnchen und zu kurzen Fäden sondern. Nach Verlauf einer Stunde waren einige Male an Stelle der verschwundenen von Neuem Septen vorgetreten, die mit Wiedereinleiten der Ströme abermals zur Contraktion und zum Schwund gebracht wurden.

Innerhalb der Netze wurden Formveränderungen einzelner Septen, Verdickungen von Bruchstücken derselben, Abschnürungsvorgänge unter Bildung von Maschenlücken, die Entstehung neuer Septen aus den Bruchstücken der alten, sowie ein ruckweise erfolgendes Verschmelzen der Septen kleiner Maschengruppen mit der die Maschen ausfüllenden Substanz beobachtet, so dass es zur Bildung homogener Schichten innerhalb der Netze kam. Lappige, genetzte Netzschichten, die durch einen schmalen Stiel mit umfangreicheren Netzschichten verbunden waren, schnürten sich bei Eintritt der Ströme mitunter von den letzteren völlig ab. Hatten die Ströme etwas länger, 1—5 Minuten lang eingewirkt, so erreichen die anfänglich eingetretenen Veränderungen häufig eine grössere Ausdehnung, so dass der Charakter der Netze ein anderer wird oder an Stelle der letzteren reiserförmig verzweigte, zum Theil verdickte Fäden zurückbleiben oder eine homogene Substanz von wechselnd starkem Brechungsvermögen, welche aus der Verschmelzung der Netzfäden mit der die Maschen ausfüllenden Substanz hervorgegangen ist.

Die folgenden Einzelbeobachtungen mögen als Belege des Gesagten dienen.

In einer abgelösten, frei schwimmenden Netzschicht verschmelzen bei Einleiten der Ströme mehrere grosse Septen sofort mit der ihre Maschen ausfüllenden Substanz zu einer homogenen Schicht; in einer anderen, ebenfalls abgelösten Netzschicht werden dagegen erst im Verlaufe einiger Minuten nach Durchleiten der Ströme einzelne weitmaschige Septen derber, während die engmaschigen hie und da mit dem Mascheninhalt zur Bildung homogener Substanz verschmolzen sind, welche noch einige sehr enge Maschen einschliesst.

In einer Netzlamelle sind die Septen der kleineren Maschen breiter und blasser geworden, die verengten Maschen kaum noch zu erkennen, so dass der betreffende Abschnitt ein fast homogenes Aussehen darbietet. Hie und da haben sich Fadenstücke einzelner Septen quergetheilt und die betreffenden Fadenstummel sich verkürzt oder sind ganz mit den zugehörigen Knotenpunkten verschmolzen, so dass an den betreffenden Stellen grössere runde

oder längliche Maschen entstanden sind. Aus verdickten Theilstücken weitmaschiger Septen haben sich einzelne derbere Fadenreiser durch Abschnürungen ausgelöst.

In einer nur durch einen dünnen Stiel mit einem Haar verbundenen Netzschicht werden einzelne Knotenpunkte und Septen dicker und der blasse, homogene Stiel wird schmäler und stärker glänzend.

In einer gleichmässig engmaschigen und feinfädigen Netzschicht treten helle und dunkle Stellen auf. Die dunklen werden dadurch gebildet, dass die Septen sich erst verdicken und dann miteinander und mit der Zwischensubstanz zu einer homogenen Schicht verschmelzen, in der sich nachträglich einzelne Vakuolen bilden. In den hellen Partien sind durch Quertheilungen der Fäden zahlreiche Lücken in den Septen, durch Retraktion der Theilstücke der Fäden grössere Maschen entstanden. Einzelne Septen haben sich zu Körnchenreihen gesondert.

In Fig. 42 sind 2 Köpfchen und ein Haarglied durch Verklebungen seitens verflüssigter Membranschichten bis auf schmale Zwischenräume einander genähert und die sich gegenüber liegenden genetzten Erweichungsschichten durch 3 in einen Knotenpunkt zusammenlaufende Fäden verbunden. Mit Einleiten der Ströme löst sich sofort die Verbindung und die Fäden verkürzen und ziehen sich auf die zugehörige Netzschicht zurück.

Fig. 43. Nach Durchleiten der Ströme durch die Netzlamelle *a* werden die Septen und ihre Knotenpunkte zum grossen Theil derber und verschmelzen untereinander zur Bildung undeutlich begrenzter, knoten- und strangförmiger Gebilde *(b)*.

Fig. 44. Während eines 5 Minuten langen Durchtretens von Induktionsströmen durch die Netzlamelle *a* kommt es zu einer Verdickung ihrer Fäden und Knotenpunkte, sie erhalten ein undeutlicheres, verwaschenes Aussehen und verschmelzen schliesslich zur Bildung einer homogenen Schicht *(b)*, welche noch einzelne der früheren Maschen als Vakuolen einschliesst.

Fig. 45*a*. Netzlamelle von einem basalen Haargliede. Mit Eintritt der Ströme verkleinern sich zuerst die grossen Maschen, ihre Septen theilen sich und die Theilstücke gehen neue Verbindungen ein; dann kommt es unter Undeutlichwerden und Verschwinden der Maschen zur Bildung homogener, zu einer grösseren homogenen Masse verschmelzender Schichten, in welcher dichtere, platten- oder strangförmige Partien, eine Anzahl Vakuolen und Gruppen von Körnchen eingelagert sind (*b*). Der so entstan-

dene Körper wurde im grössten Theil seines Umfangs durch eine schmale Netzschicht und nur rechts durch reiserförmig verzweigte Fäden eingefasst. Der Ablauf der Veränderungen erfolgte innerhalb weniger Minuten.

Die durch elektrische Reizung an den homogenen und an den genetzten Erweichungsschichten bewirkten Veränderungen tragen nach dem Mitgetheilten ganz denselben Charakter wie die sich spontan entwickelnden und unterscheiden sich von den letzteren nur durch die grössere Schnelligkeit, mit welcher sie häufig ablaufen und an Netzschichten durch die grössere Anzahl der betheiligten Septen. Spontan wie nach Einleiten der Ströme kommt es sowohl zur Verflüssigung dichterer, stärker brechender Theile, der Fäden, Knoten und Körnchen als zur Bildung derselben aus schwächer brechender, homogener Substanz, wie dies am überraschendsten an den homogenen Schichten verflüssigter Membransubstanz vortritt, deren stark glänzende faserförmige Grenzleisten sich häufig sehr rasch in schwach brechende Substanz umwandeln und schwinden, während sie aus der letzteren an Stellen der Peripherie sich entwickeln, wo sie vorher fehlten. Ausser der Bildung geformter Substanz aus ungeformter und der Verflüssigung geformter Theile wurden Abschnürungsvorgänge, Verschmelzungen von Fäden und Contraktionen von Septen oder der Wandung von Vakuolen beobachtet, welche letzteren durch die Schnelligkeit, mit welcher sie mitunter erfolgten, sehr überraschten. An ein Bersten von Vakuolen infolge der Aufnahme wässeriger Flüssigkeit ist dabei nicht zu denken, weil sich in gleicher Weise einzelne Fäden rasch zurückziehen und knopfartige Verdickungen an den zugehörigen Knotenpunkten bilden und weil in Fällen, wo es sich um Contraktion einzelner Maschensepten, also um einen ganz analogen Vorgang handelt, mitunter nach einiger Zeit sich von Neuem Septen an Stelle der geschwundenen entwickeln. Ausserdem wurden auch isolirte, halbkugelförmige, dem Umfang der Köpfchen aufsitzende Körper beobachtet, die nur an ihren basalen Abschnitten eine Hülle besassen, während im Bereiche ihres Scheitels ihr blasser, äusserst zart kontourirter Inhalt frei zu Tage trat. Auch bei einige Zeit fortgesetzter Beobachtung änderte sich die Form und Grösse des ganzen Gebildes nicht im Geringsten, es konnte also eine irgend erhebliche Quellung infolge einer Aufnahme von Zusatzflüssigkeit nicht eingetreten sein. Wie die Contraktionen, so kann ich auch die übrigen Veränderungen, die beim Einleiten der Ströme zu Stande kommen, so weit sie überhaupt

durch die letzteren hervorgerufen werden, nur als Reizungserscheinungen auffassen, da sie qualitativ den spontan entstehenden entsprechen und wie diese zum Theil auf Differenzirung geformter Theile aus homogener Substanz und auf Bildung homogener Substanz unter Verflüssigung geformter Theile, also auf Vorgängen entgegengesetzter Natur beruhen, die sich neben- wie nacheinander vollziehen und nicht als eine Folge elektrolytischer Prozesse angesehen werden können. In ganz analoger Weise wie hier an plasmatischen, erweichten Membranschichten erfahren, wie ich früher geschildert [1]), die geformten Theile im Innern der Köpfchen nach Einwirkung der Ströme Veränderungen, die den spontan entstehenden (Aenderungen der Form, Grösse und Beschaffenheit der Körner, Theilungsvorgänge, Verschmelzen zu grösseren homogenen, fein granulirten Massen, aus denen sich nachträglich Fadennetze oder derbere Gerüste entwickeln), ganz entsprechen und sich nur rascher als die letzteren vollziehen.

Die mitgetheilten Befunde enthalten eine Bestätigung der früher von mir über die elementaren Strukturverhältnisse von Pflanzenzellen, über die Beschaffenheit der Membranen, ihre protoplasmatischen Einschlüsse und ihre Beziehungen zum wandständigen Protoplasma gemachten Angaben. Ich komme auf dieselben, soweit sie neuerdings bestritten oder in Zweifel gezogen worden sind, sowie auf einige der an thierischen Zellen gemachten, ein allgemeineres Interesse darbietenden Beobachtungen im Folgenden kurz zurück.

In Nr. 29 des botanischen Centralblatts, Jahrgang 1884, findet sich ein Referat von Schimper über meine „Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen thierischer und pflanzlicher Zellen". Derselbe versichert, dass es ihm bei sorgfältigem Durchstudiren des ersten, den thierischen Zellen gewidmeten Abschnitts [2]) nicht möglich gewesen sei, irgend welche

---

[1]) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen thierischer und pflanzlicher Zellen. Jena 1884. S. 269.

[2]) In Nr. 2 der Deutschen Literaturzeitung macht mir Eimer in Betreff dieses Abschnitts den Vorwurf einer durchaus unnöthigen, ausführlichen Einzelbeschreibung. Da es sich dabei um Ermittelung von Strukturverhältnissen der Zellen und um Lebensvorgänge in denselben handelt, deren Nachweis theils ganz neu ist, theils bestritten wird, war eine ausführliche Beschreibung der Einzelnheiten meines Erachtens geboten, da sie als Beleg für die gewonnenen Resultate

für die Zellenlehre im Allgemeinen interessante Beobachtung, irgend einen neuen Gesichtspunkt ausfindig zu machen, so dass eine Besprechung des ersten Theils für den Botaniker ganz ohne Interesse sein würde.

Von allgemeinerem Interesse für die Zellenlehre sind zunächst die in den Krebsblutkörpern des entleerten Bluts ablaufenden Vorgänge. Dass aus der blassen, homogenen oder fein und dicht granulirten Kernanlage sich ein glänzender Kern mit relativ derber Hülle und derben Stromatheilen entwickelt, war aus den früheren Untersuchungen von Heitzmann und mir bekannt, dagegen ist von mir der weitere und sehr wichtige Nachweis geliefert worden, dass die verflüssigte Substanz der Körner und Körnchen, welche in mehr oder minder mächtiger Schicht die Kernanlage umschliessen, sich mitunter nur zum Theil mit dem Hyaloplasma vermischt, zum Theil dagegen sich an der Bildung des Kerns betheiligt. Diese Betheiligung kommt entweder durch direktes Verschmelzen von Körnern und Körnchen zur Bildung der Kernhülle oder auch peripherer Stromatheile zu Stande, oder dadurch, dass aus den die Kernanlage unmittelbar umschliessenden und sich verflüssigenden Körnern und Körnchen zunächst ein Kernplasma entsteht, das mit der Kernanlage verschmilzt, und

---

dienen muss. Auf den weiteren Vorwurf, dass Wesentliches nicht vor Unwesentlichem hervorgehoben und die gewonnenen Ergebnisse nicht zusammengefasst seien, bemerke ich, dass nicht immer die letzteren sich in ein Paar Worten abschliessend zusammenfassen lassen und dass Befunde von Einzeluntersuchungen, deren Wiedergabe nur eine Seite oder ein Paar Seiten beansprucht, kaum einer kurzen Rekapitulation bedürfen. Dagegen findet sich eine Zusammenfassung der Ergebnisse in Betreff der an den Krebsblutkörpern während der Beobachtung sich vollziehenden Veränderungen S. 39 und im Folgenden eine Besprechung dieser Ergebnisse, während in Betreff der Wirkung von Wasser, Alkohol, Pikrokarmin, Säuren, Salzen und Zucker auf Krebsblutkörper die Ergebnisse auf S. 73, 77, 79, 84, 108—112 und 114 zusammengefasst sind. Ausserdem ist Seite 154—177 eine „Uebersicht der Befunde von Veränderungen gegeben, die sich in den Blutkörpern wie in Gewebszellen der untersuchten Thiere spontan und unter dem Einfluss inducirter Ströme entwickeln“, unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur. Die Arbeit von Eimer über die Eier der Reptilien war mir leider unbekannt geblieben und bedaure ich sehr, dass ich die in derselben enthaltenen interessanten Angaben über die Veränderungen des Eiinhalts und der Granulosazellen nicht habe verwerthen können.

erst nachträglich entwickelt sich aus dem so entstandenen Körper ein Kern mit glänzender Hülle und Stroma. Derselbe erscheint, nachdem Körner und Körnchen sich sämmtlich verflüssigt haben, als ein scharf von dem umschliessenden, homogenen Zellplasma abgegrenztes und von demselben ganz verschiedenes Gebilde, der Umstand aber, dass im Zellplasma die verflüssigte Substanz von Körnern und Körnchen in Form von sehr kleinen, für unsere Hülfsmittel nicht nachweisbaren Theilen enthalten ist, zeigt, dass auch beim Fehlen von geformten Theilen im Zellkörper und von Zusammenhängen derselben mit der Kernmembran, doch dem Kern verwandte Substanzen im Plasma des Zellkörpers eingeschlossen sein können. Dass die Kerne von Blutkörpern bei Wirbelthieren sich durch direkte wie durch indirekte Theilung vermehren können, ist bekannt, dagegen habe ich unter der sehr grossen Anzahl untersuchter Krebsblutkörper nicht bei einem einzigen Theilungsvorgange an der Kernanlage oder an dem Kern nachweisen können und nur ganz ausnahmsweise Zellen mit 2 Kernen oder mit 2 Kernanlagen gefunden, und da vereinzelt sich auch Zellen finden, die weder einen Kern noch eine Kernanlage enthalten, so scheint mir die Frage sehr nahe zu liegen, ob nicht auch die Kernanlage aus dem Material verflüssigter Körner und Körnchen hervorgegangen, der Kern somit in der Regel ein neugebildeter ist. Da das Vorkommen einer Neubildung von Kernen von den meisten Forschern bestritten oder wenigstens als sehr zweifelhaft hingestellt wird, so verdient auch die von mir ermittelte Thatsache berücksichtigt zu werden, dass beim Hühnchen in der letzten Woche der Bebrütung die Haut von einer Plasmaschicht überzogen wird, welche in grosser Ausdehnung durch anastomosirende Fasern in zellenartige Felder zerfällt, die bald Körnerhaufen, bald Fasergerüste, aber Kerne überhaupt nicht oder nur in beschränkter Ausdehnung einschliessen. Erst mit Eintritt des Verhornungsprozesses kommt es zur Bildung von Kernen in den Zellfeldern.

Dass die Substanz der Körner und Körnchen der Krebsblutkörper im Wesentlichen der Substanz der Kernanlage gleichartig ist, geht auch aus den Veränderungen hervor, welche die Körner und Körnchen nach Einwirkung einer 5 proc. Kochsalzlösung bei nachträglichem Zusatz von Wasser erfahren. Auf Zusatz der Kochsalzlösung zum Blut verschmelzen Körner und Körnchen sämmtlich untereinander und mit der Kernanlage zu einem grossen homogenen Körper, der auf Wasserzusatz sich in einen Kern mit scharf gezeichneter Hülle und zierlichem Stroma umwandelt.

Die peripheren, aus der Substanz der verschmolzenen Körner und Körnchen gebildeten Stromatheile zeigen hier ganz dieselbe Beschaffenheit wie die aus der Kernanlage hervorgegangenen Stromatheile im Innern des Kerns und setzen sich continuirlich in dieselben fort, so dass sich nirgends eine Grenze zwischen den aus dem Material der Körner und Körnchen und den aus der Kernanlage gebildeten Theilen des Kerns ziehen lässt. Selbstverständlich können diese Beobachtungen nur für die Objekte, an denen sie angestellt wurden, Gültigkeit beanspruchen, indessen lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass auch andere ähnlich beschaffene Zellen ein entsprechendes Verhalten zeigen werden, das für das Verständniss der Beziehungen zwischen Kern und geformten Theilen des Zellkörpers von Wichtigkeit ist.

Auf die Analogien im feineren Bau der thierischen und pflanzlichen Zellen habe ich schon in den Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen ausdrücklich verwiesen und in den in Rede stehenden Untersuchungen in dem Kapitel über Kern- und Plasmastrukturen das ähnliche Verhalten der Kerne in thierischen und in Pflanzenzellen bezüglich der wechselnden Beschaffenheit der Membran und des Stroma, des Zusammenhangs der Membran sowohl mit dem Stroma als mit Fäden und Netzen des Zellkörpers, des Durchtretens von Fäden durch Membranlücken und der dadurch vermittelten direkten Verbindung zwischen Theilen des Kern- und Zellkörperstromas, eingehend geschildert. Aber auch in Betreff der Veränderungen, welche in der lebenden Zelle vor sich gehen, bestehen Analogien zwischen thierischen und Pflanzenzellen, welche hervorgehoben zu werden verdienen. In Pflanzenzellen mit strömendem Plasma ändern, wie von mir zuerst nachgewiesen wurde, Fasern, Fäden und ganze Netzabschnitte ihre Beschaffenheit, schwinden ganz oder theilweise und bilden sich von Neuem aus flüssigem Plasma, und ähnliche Vorgänge lassen sich auch an dem geformten Inhalt der Köpfchen der Haare von Pelargonium zon. beobachten. Die Netze der Tentakel von Hydra ändern während der Beobachtung ihre Beschaffenheit, schwinden stellenweise und bilden sich von Neuem aus homogener Substanz; in den farblosen Blutkörpern von Amphibien entstehen und schwinden nicht blos Körnchen und Fäden im Zellkörper, sondern es verändern, wie von Stricker und mir nachgewiesen wurde, auch die Kerne ihre Beschaffenheit oder schwinden ganz, während andere neugebildet werden. Selbstverständlich wird die

Bedeutung der in den Zellen wahrzunehmenden Veränderungen nach der Beschaffenheit der betreffenden Formelemente und nach den physiologischen Leistungen, welche die Zellen zu erfüllen haben, eine verschiedene sein, so lange aber die ersteren und die in der Zelle ablaufenden chemischen und physikalischen Prozesse sich einer Analyse entziehen, wird man sich mit dem Nachweise der unter ihrem Einfluss zu Stande kommenden, durch das Mikroskop wahrnehmbaren Veränderungen begnügen müssen. Aus demselben Grunde gestatten auch die nach Einwirkung inducirter Ströme in den Zellen eintretenden Veränderungen keine Einsicht in die Art und Weise ihres Zustandekommens.

Die Membranen der thierischen Zellen bestehen bekanntlich meist nur aus verdichteter Zellsubstanz, dagegen haben in Betreff der Fettzellen meine Untersuchungen ergeben, dass ihre Membran nicht aus blos verdichteter, sondern aus chemisch veränderter Zellsubstanz besteht. Welcher Art die Veränderungen sind, welche hier zur Bildung der Membran führen, als einer continuirlichen, nur durch einzelne Lücken unterbrochenen Schicht, in welcher die Körnchen und Fäden verblassen oder ganz schwinden, bleibt dahingestellt, immerhin ist es von Interesse, dass die Membran hier wie bei den Pflanzenzellen zwar ein vom Zellinhalt differentes Gebilde darstellt, aber doch geformte Theile des letzteren einschliesst.

In dem Kern der Köpfchen der Haare von Pelargonium z. befindet sich ein kernkörperartiges Gebilde, das ich, wie Schimper hervorhebt, kurzweg als „Korn“ bezeichnet habe. Ich habe diese Bezeichnung gewählt, weil mir die Vermuthung nahe zu liegen schien, dass der Kern hier aus der Verschmelzung einer Anzahl Körner hervorgegangen und dass nur eins dieser Körner unverändert zurückgeblieben ist, welches nun als Kernkörperchen erscheint, oder dass nachträglich aus dem Material der Körnchen des Kerns sich wieder ein Korn gebildet hat. Dass die Körner sich nicht blos zu Gerüsten und Netzen umbilden können, sondern mitunter auch zu Schichten einer homogenen oder sehr fein und blass granulirten Substanz verschmelzen, die der des Kerns ganz ähnlich ist, wurde durch die direkte Beobachtung festgestellt. Es zeigte sich ferner, dass der Kern vielfach durch von seiner Peripherie abtretende Fäden und Körnchenreihen wie durch zackige Fortsätze mit den körnigen Schichten in seiner Umgebung zusammenhängt oder streckenweise überhaupt nicht deutlich abgegrenzt werden kann und dass ausserdem seine Substanz sich mitunter in ähn-

licher Weise verändert wie die in seiner Umgebung aus verschmolzenen Körnern entstandene Substanz, indem sich in ihm Vakuolen entwickeln, die feinen und blassen Körnchen zu Fäden und Strängen verschmelzen, die sich wieder zu undeutlich contourirten, blassen Körnchen sondern können. Es zeigen somit die Substanz des Kerns und das in seiner Umgebung befindliche, aus verschmolzenen Körnern hervorgegangene Material nicht nur bezüglich ihrer Zusammensetzung, sondern auch bezüglich der spontan in ihnen sich entwickelnden Veränderungen ein ähnliches Verhalten, und da ausserdem nicht selten in den Köpfchen und in den Gliedern kurzgliedriger Haare die Körner einen einem Kern zwar ganz ähnlichen, aber beträchtlich kleineren Körper einschliessen, dessen Durchmesser den Durchmesser von 1—2 Körnern nicht übersteigt, so scheint mir die geäusserte Vermuthung zu einer weiteren Prüfung des Zellinhalts an sich entwickelnden Haaren aufzufordern.

Bezüglich der hell oder dunkelgelb gefärbten Körner in den Epithelzellen der Blüthenblätter von Coreopsis bicolor glaubt Schimper aus meiner Beschreibung mit Sicherheit entnehmen zu können, dass es sich blos um Farbkörper in verschiedenen Stadien der Desorganisation handele. Dass dies der Fall, wird schwerlich Jemand bezweifeln, darum handelt es sich aber gar nicht, sondern lediglich darum, ob farbstöfftragende protoplasmatische Körner ähnliche Lebenserscheinungen wahrnehmen lassen, wie nicht gefärbte. Es wurden Formveränderungen an den blass- wie an den dunkelgelben Körnern wahrgenommen, an den blassgelben ausserdem ein Verschmelzen und ein rasch oder langsam sich vollziehender Schwund derselben, während ein Wechsel bezüglich der Bildung und Rückbildung geformter Theile, wie in den Köpfchen der Haare von Pelargonium, nicht beobachtet wurde.

In den Epidermis- und Mesophyllzellen der Blätter von Sanseviera c. finden sich neben Kernen mit sehr blassem und zartem Stroma andere mit derberem, glänzendem Stroma und Hülle, die ich kurz als glänzende bezeichnet habe. Leider ist es mir nicht gelungen, durch meine Schilderung Schimper den Bau derselben einigermassen verständlich zu machen. Derselbe stellt nach ihm ein solches Wirrsal von Fäden und Fädchen, Körnern und Körnchen, Knoten und Knötchen, Netzen und Fibrillen dar, dass er sich vergeblich bemüht hat, sich darin zurechtzufinden und den wissensdurstigen Leser auf das Original verweisen muss. Die Beschreibung dieses Wirrsals nimmt 2 Oktavseiten in Anspruch und

von diesen 2 Seiten ist nur die eine der Schilderung des Stromas, die andere der Beschaffenheit der Hülle und den Verbindungen derselben theils mit dem Stroma, theils mit dem Fadenwerk der umgebenden Zellsubstanz gewidmet, es ist also gewiss nicht eine beunruhigende Fülle von Beobachtungsmaterial, welche dem wissensdurstigen Leser geboten wird. Es handelt sich auch gar nicht um ein Wirrsal von Formelementen, sondern um besondere Kerntypen, je nachdem das Kerninnere vorwiegend Körnchen, Knötchen und einzelne Knoten, aber nur sparsame Fäden enthält oder vorwiegend Fäden, die dann bald in Form verzweigter Reiser auftreten, bald zu weit- oder engmaschigen Netzen verbunden sind. Eine besondere Schwierigkeit für das Verständniss bieten diese Strukturverhältnisse nicht dar, wenn aber SCHIMPER sich in ihnen nicht zurechtfinden konnte, würde es genügt haben, einen Blick auf die Holzschnitte S. 211 zu werfen, wo die Typen von Kernen mit vorwiegend fädigem Stroma abgebildet sind. Den Zwecken eines Referats hätte es völlig entsprochen, wenn er auf Grund der im Text gegebenen Schilderung die allgemeinen Charaktere von Kernen mit vorwiegend fädigem Stroma angegeben hätte. Gerade bei Sanseviera ist übrigens, wie ich ausdrücklich hervorgehoben habe, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die glänzenden Kerne mit derber fädigem Stroma sich erst während der Uebertragung des Schnitts auf den Objektträger oder während der Beobachtung aus den blassen, feinkörnigen oder fein genetzten entwickelt haben.

Die Chlorophyllkörper in den Blättern von Sanseviera c. zeigen 2 Formen, deren Verschiedenheiten auf den ersten Blick auffallen, kleine mit glatten, scharfen Contouren, die meist nur Andeutungen von Strukturverhältnissen erkennen lassen, und grössere, unregelmässig contourirte, deren körnig-fädige Struktur deutlicher, mitunter sehr klar vortritt. SCHIMPER meint, dass weniger sachkundige Beobachter als ich, er selber z. B., die grossen Chlorophyllkörper als aus Desorganisation der kleinen entstanden auffassen würden und dass diese Desorganisation die Folge eines Quellungsvorgangs, durch den Eintritt von Wasser in die Zelle bedingt sei. Da die beiden Formen der Chlorophyllkörper auch dann in den Schnitten vorhanden sind, wenn dieselben nicht in 1procentiger Zuckerlösung, sondern in Mohnöl untersucht werden, wie ich ausdrücklich hervorgehoben habe (S. 283), so kann nicht angenommen werden, dass homogene Chlorophyllkörper nur unter dem Einfluss der Zuckerlösung eine körnig-kurzfädige Beschaffenheit

erlangen. Bei Durchleiten inducirter Ströme durch in Mohnöl untersuchte Präparate nehmen homogene Chlorophyllkörper eine feinkörnig-kurzfädige Beschaffenheit an, ohne sich erheblich zu vergrössern; war dagegen 1 proc. Zuckerlösung als Zusatzflüssigkeit benutzt worden, so werden die homogenen Chlorophyllkörper nicht blos körnig-kurzfädig, sondern schwellen mehr oder weniger beträchtlich unter Dickenzunahme der einzelnen Körnchen und Fäden, und es liegt unter diesen Umständen natürlich die Vermuthung sehr nahe, dass die Schwellung in Folge der Aufnahme von Zusatzflüssigkeit in die Zelle eingetreten ist. Ich will bei dieser Gelegenheit bemerken, dass auch die Kerne in den Epidermis- und Mesophyllzellen ein verschiedenes Verhalten zeigen, je nach Untersuchung der Schnitte in 1prc. Zuckerlösung oder in Mohnöl. In der ersteren bleiben die blassen Kerne meist stundenlang unverändert, während nach Mohnölzusatz ihre zarten Stromatheile erst derber und dunkler werden und dann bald miteinander zur Bildung eines homogenen Körpers verschmelzen, der sich abrundet und aus dessen Substanz sich im Verlaufe von ein Paar Stunden allmählig neue Stromatheile, Körnchen und meist kurze und feine Fäden differenziren. Werden nach Einbettung des Präparats in Mohnöl inducirte Ströme durch dasselbe geleitet, so tritt das Verschmelzen der Stromatheile der blassen Kerne zu homogener Substanz sofort ein und aus den homogen und rund gewordenen Kernen entwickeln sich nachträglich ebenfalls neue, meist feine und dichtgestellte Stromatheile. Es besteht somit bezüglich des Verhaltens der blassen Kerne zu inducirten Strömen ein ziemlich auffallender Unterschied, je nachdem als Zusatzflüssigkeit 1 proc. Zuckerlösung oder Oel benutzt wird, da in der Zuckerlösung nur ein Theil der Kerne zunächst homogen wird und nachträglich ein neues Stroma erhält, während bei den meisten Kernen das letztere sich direkt aus den vorhandenen Stromatheilen entwickelt; in dem einen wie in dem anderen Fall, ist aber bei den meisten Kernen das neue Stroma derber als nach Oelzusatz und entwickelt sich sehr rasch, bereits während oder unmittelbar nach Einleiten der Ströme.

Schliesslich erwähnt Schimper die „wunderbaren" von mir bezüglich der Membranlücken, des Vorkommens von Chlorophyllkörpern in der Membran und des feineren Baus der letzteren gemachten Entdeckungen und behauptet, dass Gardiner die Irrthümer, auf welchen diese Entdeckungen beruhen, nachgewiesen habe. Ich kann hier nur wiederholen, dass allen meinen Angaben

sehr genaue und sehr zahlreiche Beobachtungen zu Grunde liegen und dass die Einwände und die negativen Befunde Gardiner's weder die Beobachtungen selbst noch ihre Deutung im Geringsten in Frage stellen können.

Die Möglichkeit einer Einlagerung von Wachs in die Membran und einer Auflagerung desselben auf die letztere war übrigens schon vor Veröffentlichung meiner „Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen" von mir mit Prof. Detmer, dem ich für sein freundliches Interesse an meinen Arbeiten vielfach zu Danke verpflichtet bin, besprochen worden. Da aber auch an mit absolutem Alkohol und Terpentinöl behandelten Schnitten die bezüglichen Strukturverhältnisse sichtbar waren, konnte von einer Ein- oder Auflagerung sichtbarer Wachspartikel nicht die Rede sein und ich hielt es gar nicht einmal der Mühe für werth, diesen möglichen Einwand zu erwähnen, was allerdings, da es sich um bisher nicht bekannte Strukturverhältnisse handelte, hätte geschehen sollen. Was ferner den Einwand Gardiner's anbelangt, ich hätte Tüpfelbildungen mit Membranlücken verwechselt, so widerlegte sich derselbe ohne Weiteres aus der von mir gegebenen genauen Schilderung der bezüglichen Bildungen, worauf ich in meiner, von Schimper völlig unberücksichtigt gelassenen Entgegnung hingewiesen und einige weitere Angaben gemacht habe, die über die Beschaffenheit der Tüpfelbildungen im Gegensatz zu offenen Membranlücken und zu Lücken, die nicht durch die Mittellamelle geschlossen sind, sondern von einzelnen Fäden überbrückt oder von Fäden durchzogen werden, die von einer Zelle zur anderen ziehen, nicht den geringsten Zweifel zurücklassen. Gardiner würde vielleicht diesen Einwand gar nicht erhoben haben, wenn ich von Anfang an für die durch die Mittellamelle geschlossenen Lücken den Ausdruck Tüpfel gebraucht hätte, während ich dies ganz absichtlich vermieden hatte, weil mir die Tüpfel nur als kreisförmig vertiefte Stellen der Wand bekannt waren, wie es dem Sinne des Worts und seiner früheren Verwendung in der Botanik entspricht. Uebrigens bin ich jederzeit bereit gewesen, Denen, welche sich für die in Rede stehenden Strukturverhältnisse interessiren, Präparate über dieselben vorzulegen.

Schimper erklärt schliesslich das neue Werk für ebenso unbrauchbar oder für wo möglich noch unbrauchbarer als meine früheren Arbeiten. Ich habe dagegen nichts einzuwenden, wenn er dabei nur seine Person und solche Leser im Auge hat, die das als nicht vorhanden ansehen, was mit den hergebrachten Anschau-

ungen im Widerstreit steht, und die letzteren auf das Untersuchungsobjekt übertragen. Dass die von mir ermittelten neuen Thatsachen über die feinere Struktur des Protoplasma, der Kerne und der Chlorophyllkörper, über die Bildung von Stärkekörnchen- und Körnern aus Netzsubstanz, über protoplasmatische und Chlorophylleinschlüsse der Membranen und ebenso die über Zusammenhänge benachbarter Zellen durch Membranlücken auf lebhaften Widerspruch stossen würden, war mit Sicherheit vorauszusehen, da ihre Annahme eben das Zugeständniss voraussetzt, dass diese Strukturverhältnisse bisher gänzlich übersehen worden sind. Zu bedauern ist dabei nicht die von mir auf Ermittelung der letzteren verwendete Zeit und Mühe, sondern im eigenen Interesse von SCHIMPER und anderer Referenten, dass ihnen jedes Verständniss für dieselben abgeht.

Ueber das Vorkommen protoplasmatischer Massen in den Intercellularräumen sind neuerdings Beobachtungen von RUSSOW [1]), BERTHOLD [2]), TERLETZKI [3]) und von SCHAARSCHMIDT [4]) veröffentlicht worden. Die Angaben des letzteren sind mir nur aus dem Citat von RUSSOW bekannt. Weder RUSSOW noch BERTHOLD und TERLETZKI erwähnen die vor ihnen von mir veröffentlichten bezüglichen Befunde. [5]) Ich habe bereits 1880 [6]) auf das Vorkommen von Protoplasma in den Intercellularen der Blätter von Rhododendron und Dracaena hingewiesen und für Dracaena noch bemerkt, dass die protoplasmatischen Einschlüsse der Intercellularen durch Membranlücken mitunter mit dem Netzplasma der anstossenden Zellen zusammenhängen. In den Intercellularräumen des Collenchyms der hypokotylen Stengelglieder junger Ricinuspflanzen [7]) besitzt das intercellulare Protoplasma nicht nur dieselbe körnig-fädige Struktur wie das intracellulare, nimmt nach Behandlung mit Jodtinktur, Hämatoxylin und Anilinfarben die gleiche Färbung

---

[1]) Sitzungsbericht der Dorpater Naturf. Gesellsch. Sept. 1883 und Aug. 1884.

[2]) Bericht der Deutschen Bot. Gesellsch. 1884, Heft 1.

[3]) Ebenda Heft 4.

[4]) A. Protoplastok összeköttetesseröl etc. Kolozvar 19/VII. 1884.

[5]) Von FISCH wird in einem Referat in Nr. 18 des Biolog. Centralblatts (1884) die Entdeckung des Vorkommens protoplasmatischer Massen in den Intercellularräumen irriger Weise RUSSOW, BERTHOLD und TERLETZKI zugeschrieben.

[6]) Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protopl. d. Pflanzenz. S. 9 u. 21.

[7]) Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XVII.

an wie das letztere, sondern schliesst auch häufig einzelne Stärkekörner, kleine braune Körner und mitunter auch kleine Chlorophyllkörper ein. Die Solidifikation der Intercellularen wird hier eingeleitet durch das Auftreten einer sehr schwach lichtbrechenden Substanz (Cellulose), in welcher die geformten Theile wie eingeschmolzen erscheinen und mit deren zunehmender Verdichtung sie blasser und undeutlicher vortreten. Der Intercellularraum wird unter Vorrücken der Celluloseabscheidung nach seinen centralen Partien mehr und mehr verengt und schliesslich ganz solid, aber auch in ganz solid gewordenen Intercellularräumen lässt sich häufig noch eine centrale, schwächer brechende Schicht nachweisen, in welcher der körnig-kurzfädige protoplasmatische Inhalt noch hinlänglich deutlich unterschieden werden kann. Auch dann, wenn die ausfüllende Substanz überall die gleiche Dichte wie die Membranen erlangt hat, nur noch eine sehr feine und blasse Granulirung erkennen lässt, bleiben einzelne in ihr eingeschlossene Körner oder Chlorophyllkörper deutlich unterscheidbar.

Ein Zweifel über die protoplasmatische Beschaffenheit des körnig-fädigen Inhalts der Intercellularen ist, auch abgesehen von dem Vorkommen von Stärkekörnern und Chlorophyllkörpern in denselben, nicht wohl möglich. Man könnte ebenso gut zweifeln, ob das intracellulare Protoplasma auch wirklich Protoplasma sei.

Bezüglich der Deutung der Befunde giebt Berthold an, es dürften frische Schnitte von lebendem Material zur Untersuchung durchaus nicht verwandt werden, da die Intercellularen hier immer zum grossen Theil von dem austretenden Plasma angeschnittener Zellen erfüllt werden. Diese Möglichkeit wird aber auch durch Verwendung gehärteter Präparate nicht ganz ausgeschlossen. Man überzeugt sich leicht bei Durchmusterung der Umgebung des Schnittes, das in der Zusatzflüssigkeit Protoplasmafetzen, Körner und Körnchen, mitunter sogar der ganze protoplasmatische kernhaltige Inhalt von durch den Schnitt geöffneten Zellen herumschwimmen. Ich halte vielmehr in Betreff der Deutung der Befunde von intercellularem Plasma die folgenden Umstände für massgebend.

1) Manche Intercellularen sind so dicht und gleichmässig in ihrer ganzen Flächen- und Tiefenausdehnung sammt den spaltförmigen Verlängerungen, in welche sie auslaufen, von körnigfädigem Protoplasma erfüllt, mit demselben wie ausgestopft, dass es sich nicht um eine blosse Einschwemmung handeln kann.

2) In Fällen, wo Membranlücken von Fäden durchsetzt werden, welche wandständiges intracellulares Plasma mit dem inter-

cellularen verbinden, lässt sich nicht bezweifeln, dass das letztere als solches präexistirt hat.

3) Mitunter sind kleine intercellulare, von Protoplasma erfüllte und unterhalb der Schnittoberfläche gelegene Hohlräume vollständig von Membransubstanz um- und damit abgeschlossen, es kann also hier die Möglichkeit eines Eindringens abgelöster protoplasmatischer Theile überhaupt nicht in Betracht kommen.

4) Die bei Solidifikation der Intercellularen in einer noch schwach brechenden Celluloseschicht eingeschlossenen, aber noch deutlich unterscheidbaren Körnchen und Fädchen zeigen morphologisch dieselbe Beschaffenheit wie die noch frei im Intercellularraum liegenden, und auch nach völliger Solidifikation der Intercellularen lassen sich in denselben als Celluloseeinschlüsse mitunter noch vereinzelt Chlorophyllkörper und derbere Protoplasmakörner unterscheiden, wenn die feinen Körnchen und Fäden schon ganz geschwunden oder sehr undeutlich geworden sind. Es wird sich demnach nicht wohl in Abrede stellen lassen, dass das in Cellulose eingebettete Protoplasma hier vorher frei in den Intercellularen vorhanden war.

Im Biologischen Centralblatt, Bd. IV, Nr. 4, findet sich eine Zusammenfassung der Resultate der neueren Arbeiten über die Chlorophyllkörper von A. Meyer. Ich würde keine Veranlassung haben, auf das Referat desselben zurückzukommen, wenn sich in demselben nicht die Bemerkung fände, dass nach den neueren Untersuchungen von Schmitz, Schimper und von Meyer überall scharf begrenzte Trophoplasten Träger des Chlorophylls sind und dass die Angaben, welche sich auf durch das ganze Plasma der Zellen vertheiltes Chlorophyll beziehen, sämmtlich auf ungenauer Beobachtung zu beruhen scheinen. Die Objekte, an denen Schmitz, Schimper und Meyer ihre Beobachtungen angestellt haben, sind mir unbekannt; ich habe dagegen an den von mir untersuchten Objecten mit voller Sicherheit constatiren können, dass das Chlorophyll nicht ausschliesslich an scharf begrenzte Körper gebunden ist. In den Epidermis- und Mesophyllzellen von Rhododendron, Aloe [1]) und Sanseviera carnea [2]) gehen von der Peripherie, resp. den Hüllenfäden der Chlorophyllkörper nicht

[1]) Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen d. Protoplasma der Pflanzenzellen. S. 6, 13 und 25.

[2]) Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen thier. und pflanzl. Zellen. S. 283.

blos ungefärbte, sondern mitunter auch grün gefärbte feine Fäden ab, die sich in die umgebenden Protoplasmanetze einsenken oder frei in homogenem Plasma enden. Es finden sich ferner in den Zellen von Aloe hie und da Streifen und Schichten grün gefärbter Protoplasmanetze und in grösserer Häufigkeit sind dieselben in die Zellen der Blätter von Sanseviera eingestreut. Neben den grünen, streifigen oder fetzigen, körnig-fädigen, ganz unregelmässig geformten Protoplasmaschichten finden sich hier vereinzelt oder in Gruppen zusammenliegend grüne, derbe Körnchen, grüne, unregelmässig und nicht scharf begrenzte körnig-fädige Gebilde, welche den einfachen oder doppelten Durchmesser eines Kernkörpers der blassen Kerne besitzen und runde, blasse kugelige Gebilde von der gleichen Grösse und einer sehr schwach grünen Färbung. Auch die Epidermiszellen junger Blätter von Tulipa enthalten theils gefärbtes, theils ungefärbtes Netzplasma und gehen die grünen Abschnitte ohne alle scharfe Grenze in die ungefärbten über; ausserdem schliesst auch hier das Protoplasma einzelne gefärbte Körnchen und kleine, kernkörpergrosse, aus gefärbten Körnchen und kurzen Fäden bestehende Körper ein. Alle diese Beobachtungen, wie die übrigen früher von mir über die Struktur der Chlorophyllkörper gemachten lassen sich bei einiger Aufmerksamkeit in der Untersuchung ohne zu viel Mühe bestätigen, und wenn Meyer in dem citirten Referat und in etwaigen künftigen Referaten dieselben unberücksichtigt lässt, so ändert dies an dem Sachverhalt nicht das Allergeringste.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—18. Veränderte Membranen der Glieder und Köpfchen der Drüsenhaare. (Fig. 12 *a*—*d* Veränderungen der Cuticula der Epidermiszellen.)

Fig. 1. Mittelglied eines Drüsenhaars, dessen Cuticula rechts verdickt und mit kleinen knotigen oder knospenförmigen, homogenen, ungefärbten Auswachsungen besetzt ist; eine etwas grössere warzenförmige Auswachsung besitzt ein fädiges Innere.

Fig. 2. Mittelglied eines Drüsenhaars, dessen Cuticula beiderseits durch einen schmalen Spalt von der Membran getrennt ist, links spindelförmige und knotige Auftreibungen zeigt, rechts zu kurzen, reiserartig verzweigten Sprossen ausgewachsen ist.

Fig. 3. Die Membran des Köpfchens und des oberen Endes des Endglieds hat sich rechts in 2 Lamellen gespalten, eine innere sehr dünne und eine äussere dickere, zu einem feinfädigen und engmaschigen Gerüste differenzirte.

Fig. 4. Im grössten Theil des Umfangs des Köfpchens hat sich seine Membran zu 2 Lamellen gesondert, eine zarte innere und eine derbere, mit knotigen und spindelförmigen Verdickungen besetzte äussere, die am oberen Umfang des Köpfchens in eine im Durchschnitt wallartig promiuirende Netzschicht übergeht.

Fig. 5. Abschnitte des vorletzten und des Endgliedes eines Drüsenhaares mit sehr stark verdickter Membran, deren äussere, schwächer brechende und stärker verdickte Lamelle das Endglied jederseits in Form eines breiten Bandes umscheidet.

Eig. 6. Papillenförmige, aus einem weitmaschigen und derbfaserigen Netzgerüst bestehende Auswachsung der Membran des Mittelglieds eines Haars. Der fasrige Contour ist an ein Paar Stellen unterbrochen.

Fig. 7. Mächtigere, solide, papillenförmige Auswachsung der Membran vom Mittelglied eines Haars. Die centralen Abschnitte

bestehen aus einer feinpunktirten Substanz mit einzelnen sehr feinen und blassen Fäden, die peripheren Abschnitte enthalten Fäden und einzelne derbere Fasern, welche mehr oder weniger parallel zum Contour verlaufen und zum Theil unter einander anastomosiren, ausserdem einzeln und reihenweise eingelagerte Körper.

Fig. 8. Flächenansicht einer Netzlamelle von der verdickten Cuticula eines basalen Haarglieds. Die weiten Maschen sind z. Theil einseitig geöffnet, so dass benachbarte Maschen durch die Lücken kommuniziren. Die derben, in die Netze eingelassenen Knoten betheiligen sich an Bildung der Septen für die benachbarten Maschen.

Fig. 9. Schollenförmige, homogene, in lappige Fortsätze auslaufende Auswachsung der Cuticula vom Basalglied eines Haars; am linken Rande des letzteren hat sich die verdickte Cuticula zu Fäden differenzirt, die zahlreiche netzförmige Verbindungen eingehen.

Fig. 10. Schollenförmige Prominenz der Cuticula von einem Basalglied, mit homogenem, nur einzelne Körner, Knoten und Stränge, sowie ein Paar Vakuolen einschliessendem Innern.

Fig. 11. Hochgradig verdickte Wandung eines Haarmittelglieds. Die innere, etwas schmälere Schicht hat sich zu ein Paar Lamellen gesondert, die äussere, aus der stark geschwellten Cuticula gebildete, hat in der grössten Ausdehnung des gezeichneten Membranabschnitts eine bräunliche Färbung angenommen und in der Peripherie sich zu Körnchen und sehr kurzen Fäden differenzirt.

Fig. 12 *a*. Homogene, kegelförmige Prominenz der Cuticula einer Epidermiszelle, die nach links in die unveränderte, nach rechts in die verdickte, körnig-fädige Cuticula ausläuft.

Fig. 12 *b*. Eine ganz ähnliche Prominenz, die nach beiden Seiten in die verdickte, körnige Cuticula ausläuft.

Fig. 12 *c*. Ueber der anscheinend unveränderten Cuticula findet sich eine schmale, homogene, sehr schwach braun gefärbte Schicht, die nach aussen durch eine Körnchenreihe begrenzt wird.

Fig. 12 *d*. Eine ziemlich mächtige, blasse, feinkörnig-kurzfädige, einzelne kleine blasse Körner einschliessende Schicht geht nach links über in die etwas verdickte, stärker brechende Cuticula, während unterhalb der die Membran überlagernden Schicht die Cuticula nur an zwei Stellen, über der mittleren Epidermiszelle, vorhanden war. Möglicherweise handelt es sich indessen nicht um Reste der ursprünglichen Cuticula, welche von den benachbarten, beträchtlich geschwellten Abschnitten der Cuticula umwachsen worden sind, sondern um veränderte Abschnitte der obersten Membranschicht unterhalb der geschwellten Cuticula.

Fig. 12 *e*. Mittel- und Endglied eines Haars werden zum Theil von einer hellbraunen, homogenen, aus Schwellung und Erweichung der Cuticula hervorgegangenen Substanz scheidenartig umschlossen. Rechts zieht sich am inneren Rande derselben eine Reihe kleiner Vakuolen hin.

Fig. 13. Die Membram des Köpfchens und Endglieds hat sich rechts in zwei Lamellen gesondert, von denen die äussere erweicht, braun gefärbt und sehr beträchtlich geschwellt ist, nach auf- und abwärts sich verjüngend in nicht gefärbte, weniger verdickte, netzförmig differenzirte Abschnitte übergeht die sich ihrerseits in verdickte, aber homogene Abschnitte der Cuticula fortsetzen. Entlang ihrer äusseren Begrenzung haben sich aus der gefärbten Partie Körnchen und kurze Fäden differenzirt und einzelne derselben ragen von hier aus wie entlang ihrer inneren Begrenzung in die gefärbte Substanz hinein.

Fig. 14. Der verdickten und fast in ihrer ganzen Dicke zu kurzen Fäden differenzirten Membran des vorletzten Glieds eines Haars sitzt eine im Durchschnitt wallartig vortretende gefärbte Prominenz auf, die von einer ziemlich derben Hülle umschlossen wird und zwei Körper von kernartigem Aussehen mit Hülle und körnigem Innern einschliesst, die von einander und von der Hülle durch einen schmalen Spaltraum getrennt werden.

Fig. 15. Eine gefärbte Netzschicht füllt die Vertiefung zwischen dem unteren Umfang des Köpfchens und dem Ende des Endglieds aus; dieselbe ist hervorgegangen aus der Substanz der äusseren, geschwellten Lamelle der ursprünglich einfachen Membran.

Fig. 16. Gefärbte, homogene, zum Theil in kurze, zackige Fortsätze auslaufende plattenförmige Verdickungen der äusseren Membranschicht, daneben links eine Lamelle anastomosirender Fäden. Haarmittelglied.

Fig. 17. Basalglied eines Haars, dessen Cuticula bei *a* eine körnige, bei *b* eine körnig-fädige Beschaffenheit angenommen und bei c sich in gefärbte, homogene, unregelmässig geformte, zum Theil kleine Vakuolen einschliessende Schollen umgewandelt hat, die bei c^1 in der Peripherie in kurze, ungefärbte Fäden und in ungefärbte Netze auslaufen. Bei c^2 treten gefärbte, rundliche, mit einer doppelt contourirten Hülle versehene Prominenzen vor, bei *d* und d^1 zum Theil gefärbte Netze, die bei d^1 einzelne weitere Maschen und eine kleine gefärbte Scholle einschliessen.

Fig. 18. Körnig-fädige Auswachsungen und netzförmig differenzirte Cuticularplatten vom Basalglied eines Haars. Bei *a* ein Haufe unregelmässig gestalteter Körner mit einzelnen kurzen Fäden; bei *b*

netzförmig verbundene Fäden mit sehr unregelmässig gestalteten und zum Theil sehr weiten Maschen, bei *c* Netze mit wechselnd grossen runden oder ovalen Maschen, zum Theil noch in Verbindung mit nicht differenzirten, verdickten Cuticularschichten. Bei *d* eine schildförmige Verdickung der Cuticula mit grösseren und kleineren Vakuolen.

Fig. 19—28. Durchschnitte durch die Oberhaut von Blatt- und Blüthenstielen.

Fig. 19 und 20. Die verdickte Cuticula trägt körnige, feinfädige und fasrige, zum Theil knospenartig prominirende Auswachsungen.

Fig. 21. Die Auswachsungen der Cuticula haben sich zu einer besonderen Schicht entwickelt, deren einzelne Fasern vielfach untereinander verbunden sind und nach Aussen frei vorragen. In der Aussenwand ist eine feine Streifung parallel der Oberfläche sichtbar und eine quer zu der letzteren gerichtete sehr feine Strichelung.

Fig. 22. Die beträchtlich verdickte Cuticula hat sich zu derberen, vorwiegend dem Schnittrande parallel verlaufenden Fäden differenzirt, die vielfach durch kürzere, schräg gestellte anastomosiren. Innerhalb der Aussenwand verlaufen mehrere Reihen dicht gestellter Körnchen dem Membrancontour parallel und gehen nach rechts in blasse, wellenförmig verlaufende Fäden über, die sich beim Uebergang der Aussen- in die Seitenwand verlieren.

Fig. 23 *a*. Fädige Auswachsungen der Cuticula füllen, unter Eingehen zahlreicher netzförmiger Verbindungen, die Vertiefung zwischen den beiden Epidermiszellen völlig aus; die oberflächlichen Fäden prominiren frei nach Aussen. Ueber der Zelle links tritt die Cuticula in Form eines fasrigen Saumes vor, rechts verschwindet derselbe im Bereiche der Auswachsungen. Eine schmale Netzschicht am oberen Umfang der Zelle links greift mit ihren Fäden in die Membran ein, die hier in ihrer ganzen Dicke ein sehr feinfädiges und engmaschiges Gefüge darbietet.

Fig. 23 *b*. Steil ansteigende, kegelförmige, sehr unregelmässig begrenzte, dicht körnig-kurzfädige Auswachsung der Aussenwand einer Epidermiszelle. Die Aussenwand selbst besitzt in ihrer ganzen Dicke ein blass körnig-kurzfädiges Gefüge.

Fig. 24. Von der etwas verdickten Cuticula erheben sich einzelne fädige und zackige Auswachsungen. Die Aussenwand hat, unter Verlust ihres Glanzes, zum grossen Theil ein feinfädiges engmaschiges Aussehen erhalten. Von den zum Theil sehr derben, verzweigten

Fasern und Strängen des Protoplasma senken sich einzelne feine Fäden in die Aussenwand ein.

Fig. 25. Drei Epidermiszellen, deren Aussenwandungen fast ganz in Fadenwerke umgewandelt sind; während an der Zelle links nur an Stelle der beträchtlich verdickten Cuticula ein Fadenwerk getreten ist, das von der homogenen, zwei Körnchenreihen einschliessenden Aussenwand deutlich geschieden ist, werden an den beiden Zellen rechts die sehr beträchtlich verdickten Aussenwandungen in ihrer ganzen Dicke vorwiegend durch geformte Theile, durch Fäden und Körnchen gebildet. Die Fäden verlaufen der Mehrzahl nach bogenförmig und dem Contour der Aussenwandung mehr oder weniger parallel und anastomosiren häufig untereinander wie mit anderen, schräg von Unten nach Oben aufsteigenden Fäden. Zwischen ihnen liegen Körnchen und Fadenquerschnitte theils vereinzelt, theils in Reihen. An den Umbiegungsstellen in die Seitenwände convergiren die Fäden der betreffenden Membranabschnitte. Die homogene, glänzende Substanz der Seitenwände verblasst beim Uebergang in die fädig gewordenen Aussenwandungen; nur von der Scheidewand zwischen den beiden Zellen links griffen ein paar schmale, streifige, nicht deutlich abzugrenzende Fortsätze ihrer homogenen mattglänzenden Substanz in die fädig gewordenen Abschnitte der Aussenwand aus. Die beiden Zellen links enthalten kompakte Netzschichten mit einzelnen derberen, zackigen Knotenpunkten und derberen, reiserartig verzweigten Fäden. In die Innenwand der mittleren Zelle und der Zelle rechts sind Körner reihenweise eingelagert; die innere Begrenzung ihrer Aussenwand wird nicht mehr durch einen fortlaufenden ununterbrochenen Contour, sondern durch einzelne Fäden und Körnchen gebildet.

Fig. 26. Die beträchtlich verdickte, in ein Fadenwerk umgewandelte Cuticula schliesst links einen kleinen, homogenen, braunen, im Durchschnitt linsenförmigen Körper ein.

Fig. 27. Ueber vier Epidermiszellen findet sich an Stelle der Cuticula ein Fadenwerk von wechselnder Mächtigkeit, welches links 2 homogene, nicht gefärbte, im Durchschnitt linsenförmige Körper, rechts einen grossen, braun gefärbten, homogenen, im Durchschnitt spindelförmigen Körper einschliesst, von dessen unterem Umfang Fäden abgehen, welche in die Spalte zwischen demselben und der Membranoberfläche theils einragen, theils dieselbe durchsetzen. Die Aussenwände zeigen theils eine feine Streifung und Körnelung parallel dem Kontour, theils eine Strichelung senkrecht zu demselben.

Fig. 28. Die Aussenwandungen der Epidermiszellen werden bedeckt von einer Schicht, durch derbe Knötchen vielfach netzförmig

verbundener Fäden, welche die Vertiefungen der Oberfläche ausfüllt, in denselben eine beträchtliche Mächtigkeit erreicht und zum Theil eine bräunliche Färbung besitzt. Die wandständigen Netzschichten der beiden mittleren Zellen sind ebenfalls gefärbt. Von der wandständigen Netzschicht am oberen Umfang der Zelle links senken sich eine Anzahl sehr feiner Fäden in die Membran ein.

Fig. 29—35. Flächenansichten der Membran von Epidermiszellen.

Fig. 29. Körnig-fädig differenzirter Abschnitt der Cuticula. Die dicht gestellten, mit kurzen stielartigen oder ausgezackten Fortsätzen versehenen Körnchen gehen nach rechts über in eine Lage sehr feiner, etwas wellig verlaufender, blasser Fäden.

Fig. 30 *a*. Sehr zarte, blasse, streifige und knotige Zeichnungen auf der Cuticula, wahrscheinlich durch umschriebene Erweichung und Verdickung derselben bewirkt.

Fig. 30 *b*. Quere Streifung der Aussenwand durch blasse, breite, zum Theil körnige, faserartige Bildungen. In die sehr blass und fein granulirte Membransubstanz sind eine Anzahl kleiner Körner eingelagert.

Fig. 30 *c*. Feinkörniger Abschnitt der Aussenwand mit einer queren, durch dichtgestellte und etwas derbere Körnchen bewirkten Streifung.

Fig. 30 *d*. Ovale Schicht äusserst fein und blass granulirter Substanz in der Aussenwand mit kranzartiger Einfassung durch kleine runde Körner, die sich zerstreut auch in der Umgebung finden.

Fig. 31. Ein über 2 Zellen sich hinziehender Streif körniger und faseriger Auswachsungen der Cuticula. Die Körner sind wechselnd derb, rund oder unregelmässig gestaltet und besitzen zum Theil stielartige, fädige Fortsätze. Die Fasern zeigen vielfach knotige oder buckelförmige Auftreibungen, sind mitunter gespalten oder unter Bildung unregelmässig gestalteter Knotenpunkte miteinander verbunden. Am linken und rechten Ende des Streifens je eine kleine plattenförmige Verdickung der Cuticula, rechts freiliegend eine grössere.

Fig. 32. Aehnliche körnig-fädige Verdickungen und Auswachsungen der Cuticula wie in Fig. 31, nur sind zahlreicher derbere, meist verästelte Knoten und Stränge eingestreut. Am linken und rechten Rande der Zeichnung ein Paar grössere, plattenförmige Verdickungen.

Fig. 33. Umfangreiche, braun gefärbte Schwellung der Cuticula, die im Bereiche ihres über das Niveau der Epidermis prominirenden

Umfanges durch einen Doppelcontour begrenzt wird, der eine ziemlich weite Lücke aufweist. Ausser einzelnen Fasern schliesst die homogene Masse zwei grössere, unregelmässig geformte, durch einen glänzenden Doppelcontour eingefasste Vakuolen ein. An der Vakuole links ist die verdichtete Hülle derselben an einer Stelle unterbrochen.

Fig. 34. Bei *a* sehr umfangreiche, aus der geschwellten, verflüssigten, braunen Cuticula hervorgegangene Netzschichten; bei *b* homogene, ungefärbte, plattenförmige Verdickungen der Cuticula, die ein Paar Vakuolen einschliessen.

Fig. 35 *a*. Gruppe grün gefärbter, in Form von Körnern, Knoten, Strängen und Platten auftretender Verdickungen oder Auswachsungen der Cuticula.

Fig. 35 *b*. Derbe, gelappte, homogene, grün gefärbte Auswachsung an einer Stelle, wo die Cuticula eine Strecke weit fehlte.

Fig. 36. Zwei umfangreiche, grün gefärbte Auswachsungen am Mittel- und Endgliede eines Haares, deren Inneres ein theils sehr blasses, theils deutlicher vortretendes fädiges Gefüge besitzt.

Fig. 37—45. Homogene und netzförmig differenzirte Abschnitte geschwellter, erweichter Cuticula mit den spontan und nach Einwirkung inducirter Ströme an denselben eintretenden Veränderungen.

Fig. 37. Die ausgedehnte, über zwei Haarglieder sich erstreckende und in ihrem ganzen Umfang mit einem derben, glänzenden Contour versehene Schicht verflüssigter, geschwellter Cutikularsubstanz *a* verkürzt sich unter abwärts Rücken des Kontours vom oberen Ende her und gewinnt gleichzeitig an ihrem unteren Ende etwas an Ausdehnung (*b*). Dabei schwindet der glänzende Kontour rechts in seiner grössten Ausdehnung, wie am ganzen unteren Umfang und bekommt links eine weite Lücke; er tritt zwar nach kurzer Zeit im grössten Theil des links- und rechtsseitigen Umfanges wieder vor (*c*), zeigt aber grosse Unregelmässigkeiten seiner Form. In *b* und *c* wird eine sehr zarte, feine und blasse schräge Strichelung der Substanz der Cutikularschicht sichtbar.

Fig. 38. In *a* eine ganz ähnliche Schicht geschwellter, verflüssigter Cutikularsubstanz wie in 37 *a*. Dieselbe ist rechts und an ihrem oberen Ende glänzend und derb kontourirt, während sie links bis auf das obere und untere Ende eine sehr zarte, in feine Zacken auslaufende Grenzlinie aufweist. Nach Einleiten inducirter Ströme tritt an Stelle der letzteren und am unteren Ende der Schicht sofort ein glänzender, derber Contour vor, der nur links oben eine kleine

Lücke zeigt, während in dem bereits vorhandenen glänzenden Contour rechts ein Paar Lücken entstanden sind (*b*). Darauf verkürzt und verschmälert sich die von dem glänzenden Contour eingefasste Schicht und von ihrem unteren Ende schnüren sich ein Paar kleine, längliche, gleichfalls doppelt contourirte Körper ab (*c*). Der Rest der glänzend contourirten Schicht verkürzt sich noch mehr und es bleibt von derselben schliesslich nur der kleine Körper *d* zurück.

Fig. 39. Die der Oberfläche eines Haargliedes aufliegende Schicht verflüssigter, gefärbter Cutikularsubstanz (*a*) verlängert sich spontan etwas unter Aenderung der Form des links glänzenden, derben Contours (*b*). Auf Einleiten von Induktionsströmen gewinnt der Doppelcontour nach abwärts an Ausdehnung und endet unten mit einem kleinen, kegelförmigen Fortsatz (*c*). Dann treten Veränderungen in der Form des Doppelcontours ein, der gleichzeitig von zwei Stellen Unterbrechungen erhält. Die Begrenzung der Schicht nach rechts blieb auch nach Einleiten der Ströme eine verwaschene.

Fig. 40. Die der Oberfläche eines Köpfchens aufliegende Schicht erweichter Cutikularsubstanz (*a*) ist anfangs nur rechts derb und glänzend, links sehr zart und blass contourirt; während der Beobachtung verbreitete sich der Doppelcontour sehr rasch auch entlang des Umfanges links und liess nur unten ein schmales Stück frei (*b*). Im Verlaufe einer Viertelstunde traten keine weiteren Veränderungen ein, dagegen schwand nach Einleiten von Induktionsströmen der Doppelcontour rasch bis auf den unteren Abschnitt des rechten Randes (*c*), wurde hier derber, bog sich dann von den Enden her ein und schloss sich zur Bildung eines kleinen, rundlichen Körpers zusammen, der nach der Mitte der Scholle vorrückt und sich hier noch weiter verkleinert, während sich gleichzeitig aus der Substanz der letzteren ein Paar Gruppen derber, blasser Körnchen differenzirt haben (*d*). Contouren der Scholle sind nirgends mehr wahrzunehmen. Der ganze Vorgang erfolgte so rasch, dass es kaum möglich war, seinen Ablauf zu verfolgen.

Fig. 41. Bei *a* eine homogene, braune, umfangreiche Prominenz erweichter und geschwellter Cutikularsubstanz eines Haargliedes. Dieselbe wird im grössten Theile ihres Umfanges durch einen glänzenden derben Contour begrenzt und schliesst ein Paar Körnchenreihen und einzelne Fasern ein. Nach 5 Minuten langer Einwirkung von Induktionsströmen ändert sich die Form und Vertheilung der Einschlüsse und im mittleren Abschnitt entstehen ein Paar fädige Ringe.

Fig. 42. Durch Verklebungen zwischen den Gliedern benach-

barter Haare seitens verflüssigter Cutikularsubstanz sind zwei Köpfchen und ein Haarglied so weit genähert, dass sie nur durch schmale Zwischenräume von einander getrennt werden. Die sich gegenüber liegenden Abschnitte der Membranen der Köpfchen und des Haargliedes sind netzförmig differenzirt und mit einander durch drei in einem Knotenpunkte vereinigte Fäden verbunden. Mit Einleiten von Induktionsströmen löst sich sofort die Verbindung der letzteren und sie ziehen sich bis auf die zugehörige Netzschicht zurück.

Fig. 43. Nach Durchleiten von Induktionströmen durch die Netzlamelle *a* werden die Septen und ihre Knotenpunkte zum grossen Theil derber und verschmelzen untereinander zur Bildung undeutlich begrenzter knoten- und strangförmiger Gebilde (*b*).

Fig. 44. Während eines 5 Minuten langen Durchtretens von Induktionsströmen durch die Netzlamelle *a* kommt es zu einer Verdickung ihrer Fäden und Knotenpunkte, sie erhalten ein undeutlicheres, verwaschenes Aussehen und verschmelzen schliesslich zur Bildung einer homogenen Schicht (*b*), welche noch einzelne der früheren Maschen als Vakuolen einschliesst.

Fig. 45. *a* Netzlamelle von einem basalen Haargliede. Mit Eintritt der Ströme verkleinern sich zuerst die grossen Maschen, die Septen theilen sich und gehen andere Verbindungen ein, dann kommt es unter Undeutlichwerden und Verschwinden der Maschen zur Bildung homogener Schichten, die wieder untereinander zur Bildung einer grösseren homogenen Masse verschmelzen, in welcher dichtere, platten- oder strangartige Partien, eine Anzahl Vakuolen und truppweise eingestreute Körnchen unterschieden werden können (*b*). Der so entstandene Körper wurde im grössten Theil seines Umfanges durch eine schmale Netzschicht und nur rechts durch reiserförmig verzweigte Fäden eingefasst. Der Ablauf der Veränderungen erfolgte innerhalb weniger Minuten.

Fernere Bemerkungen über den japanischen Nörz.

Von

Professor Dr. D. Brauns.

Als ich in den Transactions of the Asiatic Society of Japan, Band VIII, S. 416 ff. und in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XIV, S. 577 ff. den Nachweis der specifischen Uebereinstimmung unseres Nörzes (Mustela lutreola L., Foetorius lutreola bei Graf Keyserling und J. H. Blasius, Vison lutreola bei Gray) mit dem Itatschi der Japaner (Mustela itatsi Temmink und Schlegel) zu führen unternahm, war ich mir wohl bewusst, dass die Identität der Species nicht ohne weiteres allgemein anerkannt werden, sondern von allen den Autoren angefochten werden würde, welche unbedeutende Farbendifferenzen oder geringe Unterschiede der absoluten Grösse, oder auch wohl gar örtliche Trennung für genügend halten, um gesonderte Arten aufzustellen. Es hat mich daher eher überrascht, dass ein Widerspruch gegen die Einziehung des Temminck'schen Artnamens als solchen und die Führung des Itatschi lediglich als Lokal- und Farbenvarietät unseres Nörzes, welche ich befürworte, erst neuerdings einen motivirten Widerspruch durch Professor Dr. Wilh. Blasius in Braunschweig erfahren hat; dabei aber hat es mir zur grossen Genugthuung gereicht, dass zugleich mit diesem Widerspruche gegen die Vereinigung jener beiden Nörzformen, der europäischen und der japanischen, doch die äusserst nahe Verwandtschaft derselben anerkannt und das Itatschi durchaus zur Gruppe der Nörze gestellt wird. Es möchte daher definitiv dem Subgenus Lutreola, wie es durch Graf Keyserling und J. H. Blasius innerhalb des Geschlechtes Foetorius aufgestellt ist, oder dem Geschlechte Vison nach Gray zugetheilt und die gegentheilige Annahme z. B. von Hensel (in seinen „cra-

niologischen Studien", Bd. XLII der Nova acta Acad. Caes. Leop. Carol. S. 125 ff., Taf. VI—XIII), wonach das Itatschi sammt der Mustela sibirica Pall. zu anderen Mustelidengruppen zu rechnen, endgültig widerlegt sein.

Die Artfrage scheint mir jedoch in vorliegendem Falle hinreichend wichtig zu sein, um mich mit jener Anerkennung meines wesentlichsten Resultates nicht zu begnügen, sondern die betreffende Schrift des Professors Dr. Wilhelm Blasius — des Sohnes meines hochverehrten und um die Zoologie der Wirbelthiere hochverdienten Lehrers J. H. Blasius —, welche im 13. Berichte der naturforschenden Gesellschaft in Bamberg (1884) enthalten ist, einer speciellen Beleuchtung zu unterziehen. Handelt es sich doch um eine Thatsache, welche ein wesentliches Moment für die Beurtheilung der Beziehungen der japanischen Fauna zur paläarktisch-continentalen abgiebt; und wenn auch die Aufstellung einer Art mehr, welche dem Inselreiche Japan eigenthümlich sein soll, das allgemeine Resultat von der Zugehörigkeit der Inselfauna zum paläarktischen Gebiete keineswegs umzustossen geeignet ist, so trägt doch auf der andern Seite jeder sichere Nachweis einer Artidentität wesentlich dazu bei, jenen Zusammenhang zur Evidenz nachzuweisen. Zugleich aber handelt es sich noch um die Feststellung der Verwandtschaften einer wichtigen Thierart, der schon erwähnten Mustela sibirica Pall., und man kann wohl sagen, dass ohne die Fixirung derselben die Itatschifrage nicht als völlig gelöst angesehen werden kann.

Diese Mustela sibirica Pall. ist bisher nicht nur von verschiedenen Autoren, sondern auch von namhaften Zoologen, deren Urtheil mir nur mündlich mitgetheilt ward, mit mehr oder weniger Bestimmtheit mit dem Itatschi vereinigt. Es gehören zu der Zahl der Vertreter dieser Ansicht sowohl solche, die der Mustela sibirica einen Platz unter den Nörzen einräumen, wie namentlich Gray, der in seiner Revision of the Genera and Species of Mustelidae contained in the British Museum, Proc. of Zool. Soc. London 1865, p. 100 ff., so wie auch später, Vison itatsi mit Vison sibirica (l. c. p. 117) in eine Art vereint, welche er den Sumpfottern zutheilt, als auch anderseits solche, die wie Hensel in den bereits citirten „craniologischen Studien" (cf. p. 185, auch p. 158) mit Entschiedenheit Mustela sibirica zu der Abtheilung der Hermeline oder echten Wiesel stellen wollen.

Da mir nun hinsichtlich des Itatschi nicht der geringste Zweifel darüber vorlag, dass diese Species zu den Nörzen (zu

Vison) zu stellen, so hielt ich mich (in meinen Bemerkungen über die Säugethiere Japans in den Mittheilungen des Vereins für Erdkunde zu Halle a. S. 1884) in diesem Falle an Gray und sah mit ihm Vison sibirica Pall. als eine — sich gleichwohl von dem europäischen Nörz viel weiter entfernende — Abart an; vgl. p. 18 des Separatabdrucks letztgenannter Abhandlung. Obgleich aber das Aeussere der Mustela sibirica und des Itatschi (vgl. auch p. 28 des Separatabdrucks der Blasius'schen Schrift) Aehnlichkeit hat, obgleich ferner Hensel (l. c. p. 185 unter Foetorius itatsi) hervorhebt, dass die Schädel beider Thiere ebenfalls identisch seien, so hat mich doch das eingehendere Studium der Mustela sibirica Pall., das mir durch die Güte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften und namentlich des Herrn Dr. Leopold von Schrenck durch Ueberlassung eines vom Altai (Uimon) herrührenden Eversmann'schen Exemplares in unverhofft vollständiger Weise ermöglicht ward, davon überzeugt, dass Mustela sibirica zwar ein echter Vertreter des Genus Vison (oder der Abtheilung Lutreola im Genus Foetorius) ist, aber von Mustela itatsi Temm. ebenso scharf spezifisch zu trennen ist, wie von unserem und dem amerikanischen Nörze.

Dies Resultat, das übrigens ganz geeignet ist, die Widersprüche in den Angaben der verschiedenen Autoren zu erklären, begründet sich in folgender Weise:

1) Die Schädelform von Mustela sibirica ist die der Nörze. Die „Einschnürung" der Stirnbeine, wie sie Hensel nennt, befindet sich nicht, wie bei den echten Wieseln, ziemlich dicht hinter dem Jochfortsatze des Stirnbeines, sondern in ebenso grosser oder ein wenig grösserer Entfernung von diesem Fortsatze, als dieser Fortsatz vom vorderen Augenhöhlenrande besitzt; auch liegt sie der Mitte der Schädellänge nahe, nicht (wie bei den Hermelinen) auf circa $^1/_3$ der Schädellänge von vorn gemessen, obgleich sie anderseits nicht so weit nach hinten gerückt ist, wie bei den Iltissen. (Vgl. J. H. Blasius, Wirbelthiere Deutschlands, I, p. 228 und 234 nebst p. 222; Jenaische Zeitschr. XIV, p. 580; ganz besonders aber Hensel's Tafel 13). Da der Stelle der grössten Verengerung des Schädels der Sumpfottern auch die — übrigens stets sanfte und dabei ziemlich variable — Einsenkung der Profillinie entspricht, so ergiebt sich daraus, sowie aus Hensel's Abbildungen direkt die Unhaltbarkeit seines Ausspruches, dass Mustela sibirica der Schädelform nach zu den Wieseln, in die Nähe von Mustela oder Foetorius erminea und vulgaris gehöre.

2) Von dem in seinem inneren Theile in der Richtung von vorn nach hinten verbreiterten oberen Höckerzahn, insbesondere von der Ausdehnung dieses Zahntheiles nach vorn habe ich mich an dem Exemplare vom Altai ganz besonders schön überzeugen können; übrigens geht dasselbe auch aus Hensel's Abbildungen — Taf. 13, Fig. 4 gegen die übrigen Nörze, namentlich Taf. 13, Fig. 6 und Taf. 9, Fig. 4 und 7 — hervor.

3) Die Farbe des Pelzes ist oben und unten gleichmässig, weder unten dunkel und schwärzlich, wie bei den Iltissen, noch unten auch bei brauner Oberseite weiss, wie bei den Hermelinen; die Oberseite ist nur sehr wenig dunkler, als die untere, der Gegensatz von hell und dunkel noch geringer als bei den übrigen Vertretern des Geschlechtes Vison. Ich brauche wohl kaum darauf aufmerksam zu machen, dass — so wenig eine Aenderung der Farbennüancen an sich von Bedeutung — doch so durchgreifende Verschiedenheiten in der Farbenvertheilung immer Beachtung verdienen, wenigstens nach und neben den Skelettmerkmalen.

Die Gründe, welche dagegen eine specifische Trennung der Mustela sibirica von den übrigen Nörzen erheischen, sind

1) vor allen Dingen die Beschaffenheit der Schneidezähne des Unterkiefers. Einer der Hauptunterschiede unseres europäischen Nörzes von den übrigen Vertretern der Geschlechter Mustela und Foetorius ist nach J. H. Blasius (Wirbelth. Deutschl. I, p. 234) die Stellung des zweiten unteren Vorderzahnes, welche beim Nörze zwar mit der Basis nach hinten tritt, aber an der Schneide mit den übrigen Zähnen in gleicher Linie steht. Dass dies auch beim Itatschi der Fall, bemerkte ich ausdrücklich Bd. XIV der Jenaischen Zeitschr. p. 580. Bei Mustela sibirica dagegen tritt, ganz wie bei den Wieseln, Iltissen etc., der zweite untere Vorderzahn auch mit der Schneide sehr auffallend gegen den inneren und äussern zurück. Diese Abweichung berechtigt nun meiner Ansicht nach keineswegs zu der Ausschliessung der Mustela sibirica Pall. von den Nörzen, vom Genus Vison; wie denn auch J. H. Blasius, dessen streng logische Methode überhaupt einer allgemeineren Nachahmung werth sein dürfte, als ihr zu Theil wird, dieses Merkmal nicht unter die Charaktere seiner Gruppe der „Sumpfottern" aufnimmt, so sehr er es auch als Artmerkmal betont.

2) Dasselbe gilt von den Zehen- und Sohlenballen, deren Uebereinstimmung mit denen des Hermelins schon W. Blasius (Separatabdr. S. 28) angiebt. Die vier hinteren Zehenballen, ob-

wohl ungleich und etwas unregelmässig gestellt, sind ausser den fünf vorderen Zehenballen durchweg vorhanden, und ausserdem ein den grösseren Zehenballen ähnlicher zehnter Ballen weiter rückwärts unter der Sohle des Vorderfusses.

3) Die merklich grössere Länge der Haare des entschieden gröberen Pelzes und

4) die orangegelbe, kaum ins bräunliche neigende Färbung des Pelzes, welche nur ganz geringe Differenzen zwischen Ober- und Unterseite — entschieden noch geringere als bei dem europäischen und japanischen Nörze — zeigt, fallen allerdings weniger ins Gewicht. Doch weicht immerhin bei näherer Betrachtung auch das Fell der Mustela sibirica genügend von dem des Itatschi ab, man könnte sagen, in weit gründlicherer Weise als das des Itatschi vom europäischen Nörz. Immerhin wäre ein Streit über die Farbennüancen und die Pelzqualität misslich genug, und Gray's Ausspruch, nach welchem Mustela sibirica und itatsi zusammengehören sollen, würde immer noch Beachtung verdienen, wenn nicht jene erstgenannten wichtigen Unterschiede vorhanden wären. Auf der anderen Seite überschätzt W. Blasius die Verschiedenheit der Mustela sibirica und des Itatschi wieder, wenn er von „wesentlichen Unterschieden des Schädelbaues“ spricht, wobei er Hensel eben nur hinsichtlich der Mustela sibirica, nicht hinsichtlich des von ihm selbständig untersuchten Itatschi, folgt. Er steht damit in entschiedenem Widerspruche sowohl zu den Abbildungen Hensels (Taf. 13), als zu dessen Ausspruche, durch welchen der Schädelbau beider Thiere für übereinstimmend erklärt wird. —

Wenden wir uns nach dieser Auseinandersetzung über Vison sibirica speciell zum Itatschi, so finden wir, dass W. Blasius sich hinsichtlich der Trennung desselben vom europäischen Nörze erstens auf gewisse minutiöse Merkmale im Schädel- und Zahnbau stützt, zweitens auf absolute Grössenunterschiede und drittens auf gewisse Unterschiede der Behaarung und Haarfarbe.

Gegen das Geltendmachen der letzteren glaube ich schon vorweg genügenden Protest eingelegt zu haben und füge nur hinzu, dass der Glanz des Pelzes, auf welchen W. Blasius auffallender Weise Gewicht legt, auch beim Itatschi vorhanden und keineswegs immer so schwach ist, wie man nach der Darstellung desselben glauben sollte. Ferner ist der Unterschied des Winter- und Sommerhaares weit geringer, als man sowohl nach Temmink wie nach Blasius anzunehmen versucht sein könnte; die Japaner selbst sind in der Bestimmung der Pelze der Farbe nach meist

unsicher und richten sich mehr nach der Qualität derselben. Durchschnittlich sind wohl die Winterpelze etwas fuchsiger und an der Kehle heller, aber die Verschiedenheiten sind nicht durchgreifend; ich fand Sommerfelle mit sehr heller Kehle und Winterfelle, welche ein recht hübsches dunkleres Braun an Rücken und Seiten zeigen. Wenn aber auch das Winterkleid vom Sommerkleid stärker abwiche, so wäre damit eine Artberechtigung doch noch keineswegs bewiesen; überhaupt wäre zu wünschen, dass man in dieser Hinsicht consequenter verführe, als bisher. Wenn man Sciurus vulgaris nicht in eine wintergraue und winterrothe Art trennt, so sollte man folgerichtig nicht blos wegen des hellen Winterhaares die Mustela melampus Temm., den Ten oder japanischen Baummarder, als gute Art ansehen; noch weniger aber darf man dies bei dem Itatschi, das Sommers und Winters doch immer mindestens sehr ähnlich aussieht. Dass die Farbenflecke des Itatschi und unseres Nörzes übereinstimmen, erhellt auch aus W. Blasius' Angaben (p. 26 f. der Separatausgabe); ebenso giebt derselbe ausdrücklich an, dass beim Itatschi Länge und Beschaffenheit der einzelnen Haare erheblich von der der Mustela sibirica differirt und mit der des Nörzes stimmt.

Was die absoluten Masse anlangt, so möchte ich vor allen Dingen davor warnen, die aus Japan von verschiedenen Forschern mitgebrachten Exemplare ohne weiters mit den Nörzen unserer Sammlungen zu vergleichen, da erstere — wie ich aus meiner Erfahrung bestätigen kann — auf gut Glück beschafft, letzere gewöhnlich als normale Thiere, d. h. als gut entwickelte, mindestens das Mittelmass haltende Exemplare ausgelesen sind. Aehnliches gilt ganz besonders auch von den amerikanischen Mink-Exemplaren. Wollte man die in japanischen Museen befindlichen Exemplare zur Vergleichung ziehen, so würde sich das Grössenverhältniss beträchtlich zu Gunsten des Itatschi ändern, zugleich aber kommt auch das von mir schon für andere Thiere (in d. Mitth. d. Vereins f. Erdkunde zu Halle) accentuirte Eintrocknen der Extremitäten in Betracht. Die von mir in Jenaischer Zeitschr. XIV, S. 581 gegebenen Masse differiren daher nicht unwesentlich gerade in letzterem Punkte von den Nörzmassen, die W. Blasius mittheilt, während im Uebrigen, z. B. in der Körperlänge, die Differenzen nur gering sind. Die Unterschiede in den relativen Körpermassen, welche W. Blasius (l. c. p. 31) angiebt, deuten ausserdem entschieden darauf hin, dass er zu einem grossen Theile jüngere Exemplare vor sich hatte und daher trotz der Auslese

der weiblichen Thiere im allgemeinen kleine Werthe bekommen musste. Auch von der Länge des Schädels, sowohl von der Totallänge, als von der Basilärlänge (vom vorderen Ende des Hinterhauptloches bis zum Hinterrande der Alveole der mittleren Schneidezähne des Oberkiefers), gilt dasselbe; denn obgleich der Schädel schon vor seiner völligen Ausbildung die definitive Länge erreicht, so kommt doch die Grösse und mehr oder weniger kräftige Entwicklung der Individuen immer in Betracht, und glaube ich, dass bei Zugrundelegung genügend vieler, starker und grosser männlicher Thiere die Differenzen auch hier sich noch reduciren würden. Sowohl die mir vorliegenden Schädel aus Tokio als die von W. Blasius angegebenen (l. c. pag. 30) sind jedoch durchschnittlich um etwa 4 Millim. kleiner als die des europäischen Nörzes. Dass die Differenz bei den weiblichen Thieren etwas grösser ausfällt, (auf 6 steigt), wird durch die geringe Zahl der letzteren hinreichend erklärt, und schon die Zuziehung meiner Exemplare aus Tokio ermässigt denselben auf 5. Es berechnet sich mithin der ganze Unterschied für männliche Schädel auf kaum 7 Procent, und die Extreme berühren sich schon nach den vorliegenden Angaben (etwa 56 gegen 58) so nahe, dass eine Trennung nach diesem Momente von vornherein äusserst misslich und, so lange nicht andere zwingende Gründe hinzutreten, durchaus unhaltbar und unthunlich erscheinen muss.

Die Charaktere endlich, welche W. Blasius (S. 20 ff. des Separatabdrucks seiner Abhandlung) als unterscheidend angiebt, sind zum Theil etwas unbestimmter Natur, zum Theil nicht constant und daher dem Sachverhalt nicht völlig conform. Gehen wir sie einzeln durch, so haben wir

1) Die Gesammtform des Schädels vom Itatschi genau in der Weise abgeplattet, wie beim europäischen Nörze (vgl. auch Hensel, l. c. Taf. XIII, Fig. 8 und Taf. X, Fig, 1 und 3; in der Separatausgabe sind die Zahlen der Tafeln 8 und 5). Die Differenzen, welche nach W. Blasius stattfinden, sind nicht constant, aber auch nach seiner eigenen Angabe entschieden geringer, als die Schwankungen innerhalb einer und derselben sogenannten Art der Nörze (vgl. Hensel, Taf. X, Fig. 2 und 4, beide vom Mink).

2) Die Stärke des Gebisses und die Länge des Zahnrandes ist beim nordamerikanischen Nörz oder Mink beträchtlicher, als bei dem Itatschi und dem europäischen Nörz, bei diesen beiden aber gleich, wie W. Blasius selbst einräumt.

3) Die relativ grössere Breite des Gaumes beim europäischen

Nörze scheint zwar aus den Abbildungen Hensel's (Taf. IX, Fig. 2 und Taf. XIII, Fig. 6) hervorzugehen, stellt sich aber bei genauer Nachmessung auch hier als sehr gering und bei Zuziehung von ferneren Itatschi-Exemplaren als illusorisch heraus. Insbesondere stimmt die von W. Blasius gegebene Formel nicht mit der Wirklichkeit, da die Gesammtlänge des Reiss- und Höckerzahns auch beim Itatschi (ganz wie beim europäischen Nörz) die Entfernung der ersten Lückenzähne von einander meist nicht erreicht und mitunter merkbar dahinter zurückbleibt. — Dass der Mink einen etwas längeren Gaumen hat, fällt mit dem unter Nr 2 gegebenen Charakter zusammen.

4) Der erste Lückenzahn des Oberkiefers ist hinsichtlich seiner Wurzeln bei allen Nörzen so variabel, dass aus seinem Verhalten kein Schluss gezogen werden kann; bei einem mir vorliegenden Itatschi-Schädel ist er rechts zweiwurzelig, links einwurzelig.

5) Der innere vordere Ansatz am oberen Reisszahn ist ebenfalls variabel; dass er beim europäischen Nörz und Itatschi sich gleich verhält und nur beim Mink durchschnittlich etwas stärker ist, giebt W. Blasius ausdrücklich an. Jedenfalls sind auch die Verhältnisse beim Mink sehr ähnlich und die Verschiedenheiten nur durchschnittlich, nicht constant.

6) In noch höherem Grade gilt dies — so wichtig auch die Erweiterung der Innenhälfte des oberen Höckerzahnes an und für sich ist — von den Unterschieden, welche W. Blasius in Bezug auf die Stellung der Kauflächen und die Lage des Innentheils desselben angiebt. Beim Nörz kann der Winkel der Richtung der beiden Kauflächen minder stumpf als 135° werden, beim Itatschi ebenso auf nahezu 90° hinabgehen. Beiläufig bemerkt, sieht auch bei Mustela (Vison) sibirica an dem mir vorliegenden Exemplare die innere Kaufläche so wenig nach aussen hin, dass sie von einer der Kauflächen vom Itatschi in dieser Beziehung völlig erreicht wird. Ganz besonders möchte ich hervorheben, dass keineswegs immer die grösste Breite des letzten oberen Zahnes (in der Querrichtung gemessen) kleiner als die Reihe der oberen Schneidezähne ist; ich finde sie bei allen mir vorliegenden Exemplaren gleich oder im Gegentheil grösser. Dasselbe ist aber auch von Mustela sibirica zu sagen. Die richtige Formulirung dieser Verhältnisse dürfte die sein, dass bei den verschiedenen Nörzarten die Entwicklung der Innenseite des letzten oberen Zahnes verschieden kräftig sein kann, dass dieselbe namentlich mitunter hinter der Norm oder dem typischen Grade zurückbleiben kann,

dass dies aber bei dem mit kräftiger Bezahnung ausgestatteten Mink seltener der Fall ist, vielmehr hier durchschnittlich eine kräftige Ausbildung des oberen Höckerzahnes stattfindet. Dies stände auch mit der von mir in Jenaischer Zeitschr. Bd. XVII, p. 457 citirten Bemerkung Gray's im Einklange und correspondirt zugleich mit dem oben unter Nr. 2 angegebenen Unterschiede des Mink von den Nörzen der alten Welt.

7) Auf diesen nämlichen Umstand reduciren sich auch alle Unterschiede, welche W. Blasius für den Unterkiefer angiebt.

8) Die Bullae auditoriae sind beim Mink minder vorgewölbt und mit einer minder deutlichen gerundeten Längsleiste versehen, als bei den übrigen Nörzen; das Itatschi und der europäische Nörz verhalten sich darin ganz gleich, und auch Mustela sibirica weicht nicht wesentlich ab.

9) Die Foramina incisiva sind auch beim Itatschi häufig reichlich so gross im Umfang, wie die vordersten oberen Lückenzähne. —

Ziehen wir aus diesen Daten die mit Nothwendigkeit daraus folgenden Schlüsse, so kann es keiner Frage unterliegen, dass der europäische Nörz und das Itatschi keine durchgreifenden constanten Unterschiede zeigen, welche zu einer Arttrennung berechtigen. Die einzigen Merkmale, welche sich als stichhaltig erweisen, sind erstens eine hellere Färbung des Itatschi und zweitens eine äusserst geringe Abweichung in der Grösse. Dies sind jedoch — ebenso wie der geringere Handelswerth des Pelzes — unbedingt keine spezifischen Merkmale, und sie berechtigen höchstens zur Aufstellung einer Lokal- und Farbenvarietät. Der Artname Temmincks ist demnach als solcher einzuziehen und durch den Linné'schen zu ersetzen, etwa mit dem Zusatze: var. itatsi.

Die Stellung des amerikanischen Nörzes wird wohl vor der Hand noch streitig bleiben. Sollte sich die relative Schnauzenverlängerung, welche, wie es scheint, wesentlich den — hauptsächlich untersuchten — alten und kräftigen Exemplaren eigen ist, für alle amerikanischen Nörze bestätigen, so könnte allenfalls von einer spezifischen Trennung die Rede sein. Auffallend bliebe es immer, dass alle sonstigen Charaktere übereinstimmen; auf die einzige anderweite Abweichung, auf die grössere Flachheit der Bullae auditoriae, wird man kaum einen Accent legen wollen. In Uebereinstimmung hiermit sagt auch J. H. Blasius (Wirbelthiere Deutschlands, I, p. 235): „die Trennung des nordamerikanischen Nörzes, Mustela Vison Briss., scheint nicht genügend begründet.

Es ist bis jetzt keine einzige Eigenthümlichkeit aufgefunden, an der man beide Formen zweifellos unterscheiden könnte." Da nun gerade diesem gründlichen Forscher ungewöhnlich reiches Material sowohl aus Osteuropa wie aus Amerika vorlag, möchte es trotz des Einspruches von Coues, Hensel, W. Blasius und Gray immer noch in Frage gestellt werden können, ob in der That der nordamerikanische Nörz eine wirklich distinkte Art — die dann auf alle Fälle dem europäischen Nörze ausserordentlich nahe stände — oder nur eine ausgezeichnete Varietät bildet. Die Zuordnung des Itatschi zu dem europäischen Nörze aber ist hiervon unabhängig; auch dann, wenn man den Mink oder Vison spezifisch trennt, ist man noch nicht berechtigt, das Itatschi als etwas anderes denn als eine blosse Varietät aufzufassen.

Das Bedenken, welches J. H. Blasius gegen die Vereinigung des Mink und des Nörzes ausspricht, dass sie „durch die ganze Breite von Sibirien von einander getrennt sind", gilt nun allerdings auch vom europäischen Nörz und dem Itatschi. Ich habe jedoch schon früher die Gründe angegeben, welche mir die Bedeutung dieser örtlichen Trennung sehr zu mindern scheinen, die Unwirthlichkeit des sibirischen und des hochasiatischen Klimas nämlich für ein Thier von der Lebensweise des Nörzes — die, wie ich ausdrücklich wiederhole, im wesentlichen der des Itatschi gleich ist — verbunden mit der stark vermehrten Konkurrenz anderer Mustelidenarten, zu denen in hervorragender Weise auch Mustela (Vison) sibirica Pall. zu rechnen sein möchte.

Was nun diese Species betrifft, so kann es keiner Frage unterliegen, dass sie eine von den im Vorstehenden behandelten Nörzen — mögen wir diese nun alle zusammenfassen oder sie in zwei Arten, in eine paläarktische, europäisch-japanische und in eine amerikanische Species sondern — scharf geschiedene Art bildet. Es ist als durchaus irrig zu bezeichnen, wenn sie mit dem Itatschi zusammengestellt wird, und die Aehnlichkeiten beider Species sind nur äusserliche, und überdies sind sie bei näherer Betrachtung keineswegs so frappant, als man auf den ersten Blick glauben sollte. Zu der Abtheilung der „Sumpfottern" (Lutreola, Vison) gehört aber doch Mustela sibirica Pall. unbedingt, weder zu den echten Wieseln oder Hermelinen noch zu den Iltissen, und wenn auch Gray's Zusammenfassen von Mustela sibirica und itatsi durchaus zurückzuweisen ist, so ist gleichwohl seine Genusbestimmung der ersteren — als Vison — mit Entschiedenheit aufrecht zu halten. Es würden danach die Nörze, als Subgenus

oder Genus betrachtet, in solche mit gerader Linie der Schneide der unteren Vorderzähne und typischen Fussballen und anderseits in solche mit durchweg zurückstehenden zweiten Schneidezähnen und abweichenden, denen der Hermeline ähnlichen, Fussballen einzutheilen sein, während bei allen die Schädelform und die Form des oberen Höckerzahnes nebst der gleichen Farbe für Ober- und Unterseite vorhanden ist. Die zweite Unterabtheilung wird zunächst durch Vison sibirica gebildet, zur ersten dagegen gehört das Itatschi ebensowohl wie unser Nörz. Beide haben daher mit Vison sibirica nur entferntere, und zwar gleichmässig entfernte Verwandtschaft; von einer Art Uebergang, welche das Itatschi zu jener Art bildete, kann den scharfen Unterscheidungsmerkmalen gegenüber nicht die Rede sein, vielmehr haben wir das Itatschi nur als eine versprengte und insulare Abart des echten Nörzes anzusehen, deren etwas geringere Grösse und hellere Färbung ohnedies mit dem Verhalten von sehr vielen anderen insularen Abarten in bestem Einklange steht.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Ueber das Protoplasma einiger „Elementarorganismen“.

Von

Dr. Edmund Montgomery

in Hempstead, Waller County, Texas.

Hierzu Tafel XXI.

Einleitung.

Seitdem das Protoplasma sich allenthalben als der wahre Träger des Lebens erwiesen hat, ist die Erklärung der verschiedenen Lebensäusserungen einfacher Protoplasmaindividuen zur dringendsten Aufgabe der Biologie geworden.

Wie sollte man auch auf anderen Wegen ein wahres Verständniss vitaler Vorgänge zu erlangen hoffen?

Wenn ein morphologisch unorganisirter Stoff, aus sich selbst heraus, kraft seiner eigenen Substanz, die wesentlichen Funktionen des Lebens bethätigt, so ist es klar, dass sämmtliche solche Funktionen mit Eigenschaften zusammenhängen müssen, welche diesen besonderen Stoff von allen nichtlebendigen Stoffen unterscheidet.

Es gilt daher die specifische Natur der lebendigen Substanz zu erkennen und daraus ihre vitalen Funktionen abzuleiten. Wenn es gelingt nachzuweisen, wie die besonderen chemischen und physikalischen Beschaffenheiten und Verhältnisse des Protoplasma nach bekannten Gesetzen dessen lebendige Funktionen naturgemäss mit sich führen, so ist damit Alles geleistet, was von der Wissenschaft gefordert werden kann.

Bei dieser grundlegenden Aufgabe muss man vorerst alle gesteigerten und verwickelten Lebensäusserungen, welche durch höhere Organisation bedingt sind, gänzlich ausser Augen lassen.

Man hat allein nur die morphologisch unorganisirte lebendige Substanz vor sich und will die bei ihr sich ereignenden Vorgänge der Bewegung, der Ernährung, des Wachsthums und der Fortpflanzung wissenschaftlich begreifen lernen.

In einer 5jährigen Forschung, der ich anhaltend fast meine ganze Zeit gewidmet habe, ist es mir — glaube ich — gelungen, den Zusammenhang jener Grundzüge des Lebens mit der chemischen und physikalischen Beschaffenheit der lebendigen Substanz in Einklang zu bringen [1]).

Es ist ein bestimmter, im Allgemeinen leicht nachzuweisender, chemischer Kreislauf, der sich als Grund sämmtlicher Lebensphänomene des Protoplasma ergiebt. Bei geeigneten Lebensformen wird dies mit einem einzigen Blick übersichtlich. Und da die äusseren Einflüsse oder sogenannten Reize eine Hauptrolle bei diesem lebenbestimmenden Cyklus von chemischen Veränderungen spielen, so ist es gerathen — zur ungeschmälerten Einsicht in denselben — nackte Protoplasmaindividuen zu wählen. Von Hüllen ungeschützt und ungehemmt trotzen diese ganz aus eigenen Mitteln den äusseren Eingriffen und vermögen in voller Freiheit ihre eigenthümlichen Bewegungen auszuführen.

Diese eigenthümlichen Bewegungen sind es nun, welche vor Allem zur Erklärung auffordern. Ich habe auf das Bestimmteste gezeigt, dass die in den Raum hinausfliessende lebendige Substanz durch ihre Berührung mit dem Medium — also durch den immer gegenwärtigen natürlichen Reiz — zersetzt wird; dass dieselbe daraufhin zusammenschrumpft und erst durch chemische Wiedervervollständigung erneuert sich auszustrecken vermag.

Die durch Einwirkung des äusseren Reizes stattfindende funktionelle Zersetzung des gestreckten Protoplasma wird erwiesen durch die Ansammlung von Zersetzungsprodukten in sogenannten Vacuolen oder depurativen Bläschen; Bläschen, welche sich an der Basis schrumpfender Fortsätze bilden und ihren Inhalt sodann nach

---

[1]) Das Nähere hierüber ist in folgenden Schriften enthalten: The elementary functions and the primitive organization of protoplasm. St. Thomas's Reports 1879 London.

Monera and the problem of life. Popular Science Monthly Aug. Sep. and Oct. 1878 New York.

The Unity of the organie individual. Mind. No. XIX and XX 1880 London.

Zur Lehre von der Muskelcontraktion. Pflüger's Archiv B. XXV 1881.

Aussen entleeren. Die Annahme einer chemischen Zersetzung, in Folge deren das Protoplasma von Moneren und Amöben sich zusammenzieht, ist somit keine Hypothese, sondern beruht auf sichtbaren Ereignissen, welche von der chemischen Natur des molekularen Vorganges Zeugniss ablegen.

Aber auch die chemische Wiedervervollständigung wird deutlich erkennbar in solchen Protoplasmaindividuen, wie ich sie in PFLUEGER's Archiv Bd. XXV beschrieben und Taf. IX abgebildet habe. Hier besteht das ganze Individuum aus einem einzigen, stets erneuerten Fortsatz, und das stetige Vorwärtsfliessen solcher amöboiden Wesen wird allein dadurch zu Stande gebracht, dass unaufhörlich neugeformte, hyaline Substanz sich nach vorn zu durch die Spitze des Fortsatzes hervordrängt. Es wird dadurch die an der Berührungsfläche mit dem Medium zersetzte und schrumpfende Substanz bei Seite geschoben und neuer Raum zur Weiterbewegung durch den frisch hervorbrechenden, sich streckenden Stoff gewonnen. Fig. XIX.

Das sich auf diese Weise vorwärts bewegende Protoplasmaindividuum erhält, durch die vorn sich ereignende funktionelle Zersetzung, zugleich auch eine festere, schrumpfende Umhüllung. Das hüllenbildende Protoplasma, welches am Entstehungsort noch hyalin ist, wird seitwärts geschoben und auf seinem Wege nach hinten zu immer mehr granulirt. Bereits seitlich, aber zumeist am hinteren Ende wird diese Hüllensubstanz als granulirter Stoff wieder dem inneren aufsteigenden und regenerirenden Strom einverleibt. Dieser Strom, der von hinten nach vorn zu stetig an Geschwindigkeit zunimmt, wird von der granulirten, fliessenden Matrix gebildet, die den Hauptinhalt des Protoplasmakörpers ausmacht und aus deren vorderem Ende man die hyaline Substanz als Spitze des ganzen Wesens oder Fortsatzes hervorbrechen sieht.

Dieser vollständige lebendige Kreislauf wird durch Körnchenbewegungen überaus deutlich gemacht, so dass kein Zweifel herrschen kann, dass die Streckung oder Fortsatzbildung der lebendigen Substanz ihrer chemischen Wiedervervollständigung zu verdanken ist.

Durch die Erkenntniss dieses Sachverhalts wird nun auch fernerhin einleuchtend, dass die Ernährung oder die sogenannte Assimilation fremder Stoffe nichts weiter bedeuten kann, wie die Aufnahme des nöthigen Materials zur Wiedervervollständigung des funktionell zersetzten Protoplasmaindividuums. Die Ernährung ist somit ein komplementärer Process, vermöge wessen eine chemische

Einheit wieder hergestellt wird. Sie ist nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, die nie zu begreifende, vollständige Neubildung lebendiger Moleküle.

Wir haben demnach eine während der chemischen Vervollständigung sich streckende Substanz, welche an ihrer Berührungsfläche mit dem Medium zersetzt wird und sich in Folge dessen zusammenzieht. Kraft inhärirender chemischer Affinitäten vervollständigt sich das so zersetzte und schrumpfende Protoplasma wieder durch Verbindung mit komplementärem Ersatzmaterial und erfährt während dieses Vorganges eine erneute Streckung.

Mit der Erkenntniss der wesentlichen Bedingungen dieser einheitlichen und doch so mannigfach gegliederten, fundamentalen Lebensthätigkeit ist denn auch dessen wissenschaftliche Erklärung gegeben. Schwerlich wird man eine genauere Einsicht in denselben gewinnen; man müsste denn verstehen lernen, warum auch der krystallbildende Stoff den Raum ungleichartig erfüllt und wie es zugeht, dass einer gegebenen Masse einer bestimmten Verbindung ein bestimmtes Volumen zukommt; denn dies sind in der That die physikalischen Voraussetzungen, auf welchen die obige Erklärung beruht.

Was den genaueren Chemismus der lebendigen Substanz betrifft, wie sollte man den je ergründen können?

Die lebendige Substanz ist ja durch unermessliche phylogenetische Elaboration auf eine wissenschaftlich unfassbare chemische Höhe geschraubt. Sie bringt mit sich eine unerforschliche Fülle ererbten chemischen Gehaltes, und nur vermöge solchermassen ganz specifisch eingewobenen chemischen Baues und chemischer Affinitäten vermag sie sich selbst und alle ihre wunderbaren Eigenschaften identisch zu erhalten, vermag sie nach funktioneller und sonstiger Beschädigung ihre Ganzheit wieder herzustellen.

Keine Analyse einer derartigen synthetischen Einheit, einer durch und durch in beständigem chemischen Fluss befindlichen Substanz vermag Licht auf die lebendige Bewegung zu werfen, die ja der unmittelbare Massenausdruck ist jenes untheilbaren und in sich geschlossenen Wechselspiels zwischen dem stets neu sich ergänzenden Protoplasma und seiner ihn stets wieder zersetzenden Umgebung.

Pflueger hatte sicherlich recht, als er dem lebendigen Protoplasma eine andere chemische Beschaffenheit zuschrieb, wie dem im Tode verbleibenden Stoff. Rechtmässig kann „Protoplasma“

nur diejenige Substanz genannt werden, die gebildet und erhalten wird durch den nie ruhenden chemischen Kreislauf, dem alle Lebensthätigkeiten ihre Entstehung zu verdanken haben, der in der That das Leben selbst ist. Die Lösung der Integrität dieser so beschaffenen lebendigen Substanz, die Lösung also des jeden Theil derselben zusammenhaltenden und zur Einheit verknüpfenden chemischen Bandes ist gerade das, was wir den Tod nennen. Die durch einen solchen Zerfall entstehenden und sich ständig erhaltenden Verbindungen sind aber dann, wer weiss wie entfernte Zersetzungsprodukte der ursprünglichen Einheit.

Es ist ungemein wichtig, dies klar einzusehen, damit nicht kostbare Kräfte an fruchtlosen Arbeiten vergeudet werden.

Mir scheint die Hauptaufgabe der künftigen Biologie in der Erklärung höherer Organisationen aus der sich steigernden Entwickelung der lebendigen Substanz zu liegen.

Sind nun meine an nackten Protoplasmaindividuen gewonnenen Anschauungen richtig, so müssen sie vor Allem auch den Bestand und das Leben anderer „Elementarorganismen" aufklären helfen. Es werden mit Recht die Ciliaten für „Elementarorganismen" ausgebildetster Art gehalten. Jedenfalls sind sie morphologisch einheitliche Protoplasmaindividuen, das heisst, sie sind anerkanntermassen nicht aus mehreren „Elementarorganismen" zusammengesetzt.

Ich will denn hier den Versuch machen, auf Protoplasmaerfahrungen gestützt, den Bau und die Lebensthätigkeiten einiger Ciliaten dem Verständniss näher zu bringen. Ich wähle hierzu bekannteste, überall leicht zu verschaffende Arten, um eine genaue und vielfache Controlle zu ermöglichen.

Der sogenannte Nucleus.

In lebenskräftigen Exemplaren von Vorticellen, Colpoden und Paramäcien sieht man, gegen das vordere Ende zu gelegen, mehr oder weniger deutlich eine von der granulirten Körpersubstanz verschiedene, homogenere und hellere Partie durchschimmern, Fig. I *a*, VII *a*, XII *a*. Wendet man Essigsäure an, so erhält man deutlich sichtbar den allgemein bekannten, sogenannten Kern, der bei typischen Exemplaren von Vorticellen hufeisenförmig, von Colpeden kreisrund und von Paramäcien oval aussieht. Dieser „Kern" ist scharf kontourirt und meistens grob und dunkel granulirt,

Fig. II*a*, XV*a*. Nur bei Colpoden erscheint er oft Fig. VIII*a*, aber keineswegs immer Fig. XVI, blass und flockig [1]).

Einem derartigen Ansehen gemäss hat man dieses so klar abgesonderte Gebilde im Infusorienkörper für homolog mit anderen Zellkernen gehalten, wie etwa mit dem von Amöben Fig. XVIII oder dem von Epithelzellen Fig. XVII. Es ist jedoch sicher nachzuweisen, dass man hier ein Gebilde von wesentlich verschiedener Bedeutung vor sich hat. Die durch künstliche Mittel sich so deutlich offenbarende Form ist im Leben gar nicht umschrieben vorhanden. Man hat an ihrer Statt bei lebenskräftigen Individuen eine homogene Substanz, die fortwährend ihre Umrisse verändert. Es nimmt überdies diese mit Essigsäure einen „Kern" bildende Substanz eine ganz andere Lage ein, wie die, in welcher man ihre künstlich geronnene Form gewöhnlich abgebildet findet.

Bei Vorticella microstoma umgiebt der homogene Wulst zuerst etwa ein Drittheil des vorderen Wirbelorganes, biegt dann sachte eine kleine Strecke weit nach unten zu ab, stets an der Seitenwand anlehnend und eine mehr oder weniger weite Schlinge bildend, deren wieder aufwärtssteigendes Ende nicht ganz zum Wirbelorgan zurückkehrt. In einer verwandten, höchst durchsichtigen Art, in welcher der homogene Wulst in seinem ganzen Verlauf mit einem Blick zu überschauen ist, umgiebt derselbe erst beinahe die Hälfte des Wirbelorganes, biegt dann scharf nach unten zu ab, fast in den Grund hinabreichend, und bildet wieder aufwärtssteigend eine weite Schlinge, von welcher stets die pulsirende depurative Blase umschlossen ist.

Sehr lehrreich ist das Verhalten der homogenen Substanz bei Stentorarten. Bei einer Art, die mir in hunderten von Exemplaren vorgekommen, bildet die homogene Substanz einen ziemlich gleichmässigen Wulst, der ebenfalls erst etwa ein Drittheil des Wirbelorganes umringt und dann nach unten zu abbiegt, um bis ganz tief in den Kelch hinabzureichen, wo sein äusserstes Ende sich noch eine kurze Strecke weit schlingenförmig wieder nach oben wendet. Der ganze Verlauf kann mit einem Blicke übersehen werden und es wird einleuchtend, dass der vielfache, rosenkranzförmige „Kern" von anderen Arten nur eine Abänderung

[1]) Lässt man eine grosse Anzahl von Individuen schnell durch Essigsäure gerinnen, so kann man in denselben unregelmässige Kerne verschiedenster Art wahrnehmen. Die typische Gerinnungsform wird verhältnissmässig selten erreicht. Dies wäre nicht der Fall, wenn dieselbe schon umschrieben vorgebildet wäre.

dieses ursprünglicheren Typus bezeichnet. Er ist offenbar durch Einschnürungen und Ausbuchtungen entstanden, behält aber ganz dieselbe Lage bei. Drei Perlen der Schnur umringen das Wirbelorgan und dann erst geht es in die Tiefe hinab. Auch hier, wie überall, lehnt sich die homogene Substanz an die Seitenwand an.

Bei Colpoda cucullus sieht man in gehörig durchsichtigen Exemplaren die fast glashelle homogene Substanz an der der Mundöffnung gegenüberliegenden Wand angelehnt, in Form eines sich vergrössernden und verkleinernden Kreises durchschimmern Fig. VII. Die Lage entspricht der Stelle, auf welche die kontraktilen Bänder der sogenannten Lippe von allen Seiten zuzulaufen scheinen.

Bei Paramaecium aurelia ist der Umfang der homogenen Substanz nur selten klar in lebenskräftigen Exemplaren zu ermitteln, Fig. XII. Um ihre Lage deutlich sichtbar zu machen, lässt man am Besten die Thiere hungern. Auf diese Weise wird man die die Beobachtung störenden Nahrungskügelchen los. Bei Mangel an Sauerstoff unter dem Deckgläschen verlieren solche Paramäcien ihre Pantoffelform, werden ganz ovoid und durchsichtig und lassen dann unverkennbar die homogene Substanz durchscheinen, welche in schräger Richtung gelegen, in dem über der Mundöffnung sich befindenden Körpertheile zu sehen ist. Bei fortgesetzter Sauerstoffentziehung gerinnt sie von selbst und erscheint dann häufig als ganz regelmässiges, ziemlich scharf umschriebenes, fein und hell granulirtes Oval, Fig. XIII. Dieses Gebilde ist auch viel grösser wie der durch Essigsäure geformte Kern, welcher allemal scharf kontourirt, dunkel und grobkörnig erscheint, Fig. XV.

Es ist nicht schwierig, aber höchst wichtig, unzweideutig nachzuweisen, dass der oben bezeichnete, im Leben nicht scharf umschriebene Körpertheil jener Ciliaten kein von der übrigen Leibessubstanz getrenntes Gebilde ist, wie es nach Essigsäurebehandlung den Anschein hat, dass er vielmehr eine besondere, noch nicht völlig organisirte Phase des lebendigen Kreislaufes bezeichnet.

Um dies ganz unzweifelhaft zu erkennen, ist es gerathen, für's Erste ein besonders günstiges Beobachtungsobjekt zu erwählen. Da nun die gewöhnlichste Vorticellenart, die Vorticella microstoma erstens höchst selten so durchsichtig vorkommt, dass sie im lebenskräftigen Zustande ihren „Kern“ in seiner ganzen Ausdehnung sehen lässt und da sie zweitens wegen der schnellenden Bewegung auf ihrem langen, kontraktilen Stiel nicht leicht zu beobachten ist,

so habe ich es vorgezogen, zur sichereren Erläuterung der hier anzuführenden Verhältnisse eine Epistylisart auszuwählen, welche ich fast überall gleichzeitig mit Vorticella microstoma vorgefunden habe, besonders wenn ich altes Heu vom Boden des Pferdestalles zur Infusion verwendete. Dieselbe ist häufig so durchsichtig, dass man den „Kern" im natürlichen Zustande und in jeder Lebensphase klar und vollständig zu sehen bekommt. Auch wechselt dieselbe auf ihrem steifen Stiel nur wenig ihre Lage. Sie ist daher in jeder Beziehung ein vorzügliches Objekt zum näheren Studium der fraglichen Verhältnisse.

In der Abbildung Fig. I wird der Bau dieser Epistylis ohne weitere Beschreibung verständlich. Was in der Abbildung nicht wiedergegeben werden kann, das ist das lebendige Spiel des Protoplasma, welches durch die immer rege Körnchenbewegung verrathen wird. Man wird dadurch unverkennbar gewahr, dass die Körperpartie, die man bisher für einen Kern gehalten hat, in steter Umbildung begriffen ist, ja dass sie aus der sie umgebenden granulirten Substanz immer neu entsteht und sodann wieder in dieselbe aufgeht.

Man kann diesen Vorgang am anschaulichsten mit der Bildung einer Wolkenfahne an der Seite einer hohen Bergspitze vergleichen. Die Lage und allgemeine Form der Wolke bleibt so ziemlich dieselbe, aber die Einzelheiten ihrer Umrisse verändern sich ohne Unterlass. Immer neues Wassergas aus der Umgebung wird in der Nähe der Bergspitze zu Wolkensubstanz und immer wird solche Wolkensubstanz an ihrem der Bergspitze abgewendeten Rande wieder zu Wassergas. Man denke sich eine ähnliche Wolkenbildung in freier Luft statt in der Nähe einer Bergspitze und man hat in diesem in der Wirklichkeit häufig sich ereignenden Vorgange ein treffendes Bild von dem, was sich hier im Infusorienkörper zuträgt.

Der Umriss des homogenen „Kerns" ist hier nicht wie der der wahren Kerne scharf umschrieben und stabil, sondern bietet der genaueren Betrachtung eine beständig wechselnde, höchst unregelmässige Zeichnung. Und diese Formveränderungen sind nicht etwa solche, wie sie bei einem plastischen oder elastischen Körper unter verschiedenen Druckverhältnissen wahrzunehmen wären; vielmehr wird hier die veränderliche Unregelmässigkeit der Zeichnung dadurch erzeugt, dass an jedem Punkte des Umrisses ein eigenes, in einander greifendes Wechselspiel zwischen der homogenen Substanz und seiner granulirten Umgebung vor sich geht, wobei bald

das eine, bald das andere etwas mehr Raum für sich gewinnt. Die lebhafte Körnchenbewegung, welche an dem solchermassen sich immer neu zackenden Rande zu sehen ist, bezeugt einen regen Molekularvorgang, der nur chemisch zu deuten ist. Die chemische Natur der Thätigkeit kann um so sicherer angenommen werden, als stets in der Nähe des molekulären Schauspiels eine depurative Blase Zersetzungsprodukte nach Aussen entleert.

Um nun ein eingehenderes Verständniss dieses lebendigen Processes der „Kern"-Bildung zu gewinnen, wollen wir die homogene „Kern"-Substanz in verschiedenen Lebenphasen des Infusoriums verfolgen.

Im ganz lebenskräftigen Zustande, während die Epistylis, am Stiele befestigt ungestört ihre Wirbel schlägt, reicht die homogene Substanz nur bis zum unteren Drittheil der Längsachse in den Körper hinab. Fig. I. In ungünstiger Umgebung zieht das Thier [1]) sein Wirbelorgan ein, fängt mit seinem hinteren Wimperkranze lebhaft an zu arbeiten, dreht sich einige Male um seine Längsachse und schwimmt dann, von seinem Stiel losgewunden, ins Weite. Der Körper dieser freischwimmenden Individuen verlängert sich und die homogene Substanz nimmt bei ihnen bald die ganze Länge des Körpers ein, Fig. II (mit Essigsäure behandelt). Diese Verlängerung ist nun keineswegs durch blosses Dehnen der ursprünglichen „Kern"-Masse entstanden, denn es ist jetzt oft doppelt so viel homogene Substanz vorhanden, wie zuvor. Offenbar hat eine Neubildung stattgefunden. Die Wolke hat sich auf Kosten ihrer Umgebung vergrössert.

Um aber recht auffallend die stete Neubildung und Umgestaltung der homogenen „Kern"-Substanz wahrzunehmen, muss man unsere Epistylis bei ihrer Theilung beobachten. Der hintere Wimperkranz wird absorbirt, das vordere Wirbelorgan eingezogen und nun weiss man, dass die Theilung vor sich gehen wird. Diese kann man bei der ruhigen Lage des durchsichtigen Thierchens in allen ihren Stadien eingehend studiren. Während der Umfang des mit Nahrungskügelchen versehenen Infusoriums stetig an Ausdehnung gewinnt, bis eine Kugel gebildet ist, welche nahezu doppelt den ursprünglichen Durchmesser des Individuums hat, Fig. IV, rückt die homogene Substanz von dem oralen Pol langsam nach unten, bis sie das hintere Ende der geschwollenen Epistylis er-

---

[1]) Ich erlaube mir geflissentlich diese weniger neutrale Bezeichnung.

reicht, Fig. IV *a*. Schon früh nimmt sie bei dieser Ortsveränderung die Kugelform an Fig. III *a*, die aber durchaus nicht durch das Zusammenrollen des langen „Kerns" entsteht, sondern vermittelst einer durchgehenden Umgestaltung, was nicht nur mit Hülfe von Essigsäure untrüglich nachzuweisen ist, sondern vorzüglich durch direkte Beoachtung der Umrissveränderungen. So sinkt denn auch die homogene Substanz nicht als starre Masse nach unten, sondern durch Verschwinden oder vielmehr Granulärwerden nach oben zu und durch Neubildung am unteren Rande.

Ganz am hinteren Körperende, in der Nähe des Stiels sieht man dann die zusammengeballte, homogene, weisslich schimmernde Substanz eine Weile ziemlich passiv daliegen. Keine verschieden graduirte Thätigkeit ihrer Umgebung zwingt sie, eine besondere Gestaltung oder Lage anzunehmen, und keine depurative Blase deutet auf einen irgend beträchtlichen Stoffumsatz hin.

Der reproduktive Theilungsvorgang ist jetzt zu Anfang allein nur am vorderen Ende thätig. Hier, in unmittelbarer Nähe des eingezogenen, aber beständig flimmernden Wirbelorgans, beginnt die Zweitheilung unter lebhafter Körnchenbewegung und Depuration, nicht nur vermittelst der ursprünglichen depurativen Blase Fig. III und IV *b*, welche zu Anfang noch in der alten Schlundgegend gelegen ist, sondern auch durch das Entstehen und Vergehen einer Menge kleiner Bläschen dicht um das Wirbelorgan herum *b*, *b'*, u. s. w. Während die Verdoppelung von dieser Stelle aus in die Tiefe greift, wird ein immer grösserer Theil der granulirten Substanz in die reproduktive Erregung mit eingeschlossen, bis zuletzt auch die homogene Substanz von dem Vorgange erreicht wird. Hieraufhin sieht man dieselbe alsbald wieder langsam in die Höhe steigen und dabei ihre Form stetig verändern. Erst dehnt sie sich zu einem unregelmässigen Doppelkegel mit abgestutzten Spitzen aus. Dann wird sie langgestreckt cylinderförmig, Fig. V *a*. In diesem Zustande kommt die Theilungsfurche rings um sie heran, und ohne zu reissen oder wie ein zähflüssiger Stoff sich auseinanderzuziehen, wird auch sie endlich unter fortwährender Umgestaltung von der Zweitheilung ergriffen. Jede ihrer Hälften nimmt nunmehr ausschliesslichen Antheil an der lebendigen Ausbildung des sie einschliessenden Zwillinginfusoriums. In schräger Richtung rückt der halbirte Cylinder immer höher dem oralen Pol zu, bis er mit seiner oberen Spitze an demselben angelangt ist, Fig. VI *a*. Allmälig erreicht dann auch seine untere Spitze ihre der Längsachse parallele, beständige Lage. Diese

Lage ist jedoch, wie gesagt, der Ausdruck einer nur phänomenalen Ruhe, welche in Wirklichkeit durch eine unaufhörliche, specifisch bedingte Neubildung an einem und demselben Orte zu Stande kommt.

Bei Colpoda cucullus ist der Theilungsvorgang besonders interessant wegen einer gewissen äusseren Aehnlichkeit mit dem Furchungsprocesse, wie er so schön und vielfach in neuerer Zeit an Eiern beobachtet worden ist. Auch hier zerfällt eine mit „Kern“-Substanz versehene kugelige Protoplasmamasse in zwei Hälften, wovon sich jede später wieder in zwei gleiche Theile theilt. Aus der Körpermasse eines einzigen Individuums, unter Beihülfe von Nahrungsstoff, sind somit vier gleichwerthige Abkömmlinge hervorgegangen. Aber wenn der Kern bei der Eifurchung eine leitende Rolle spielt und dabei eine bestimmte Differenzirung seiner Substanz erleidet, so verhält sich dagegen bei der Infusorientheilung die „Kern“-Substanz wesentlich passiv und erhält sich während der ganzen Dauer des Vorganges durchaus homogen. Alles was daher die wahre Kerntheilung so eigenthümlich erscheinen lässt, fällt hier ganz fort.

Wählt man zur Beobachtung eine ziemlich durchsichtige Colpodenpuppe, so sieht man in der gleichförmig granulirten Grundsubstanz den sehr hellen, hyalinen „Kern“ in ungefährer Kugelform durchschimmern, Fig. IX *a*. Bei genauer Betrachtung wird man auch hier gewahr, dass die Umrisse der nur selten regelmässig erscheinenden Kugel in fortwährender Umbildung begriffen sind. Die Form- und Grössen-Veränderungen sind hier oft höchst auffallend. Alle möglichen Unregelmässigkeiten verkümmern in rascher Aufeinanderfolge die vollkommene Kugelgestalt und die ganze Masse der homogenen Substanz nimmt bis wenigstens zu einem Drittheil ihres Volumens ab und zu. Auch strahlenförmiges Hineinragen der homogenen in die granulirte Substanz ist zuweilen zu sehen.

Bei der Theilung erfolgt auch hier die Furchung erst ringsum und erreicht nur zuletzt die homogene Substanz, die jetzt, einen länglichen Wulst bildend, Fig. X (mit Essigsäure behandelt), in zwei Hälften zerfällt, wovon jede ziemlich rasch die Kugelform annimmt, Fig. XI *a*.

Hier sei noch ein Experiment erwähnt, welches die lebendige Um- und Neu-Bildung der homogenen Substanz ebenfalls auf das Deutlichste beweist. Wenn man ziemlich durchsichtige Colpoden unter dem Deckgläschen aus Sauerstoffmangel der Desorganisation

preisgiebt, so erstarrt zuletzt die homogene Substanz kugelförmig, während noch das übrige Protoplasma Bewegungen ausführt, und die so erstarrte Kugel sinkt zuweilen ganz in das untere Ende des nunmehr langgestreckten Colpodenkörpers herab. Wird noch rechtzeitig frische Flüssigkeit zugeführt, so erhebt sich das Infusorium zuweilen wieder. Während es nun seine ursprüngliche Gestalt wieder annimmt, rückt auch die geronnene Kugel wieder in ihre ursprüngliche Lage, schmilzt unterwegs und wird sodann in den lebendigen Kreislauf aufgenommen. In ganz seltenen Fällen ereignet es sich aber, dass die geronnene Kugel unten liegen bleibt und dass, ehe sie daselbst zerschmilzt, ein ganz neugebildeter „Kern“ in der rechten Lage erscheint. Fügt man nun rasch Essigsäure hinzu, so erhält man ein Colpodenindividuum mit zwei scharf umschriebenen Kernen, einen im hinteren Körperende und den anderen in der Nähe der Mundöffnung.

Bei Paramaecium aurelia ist die Theilung der homogenen Substanz ohne künstliche Mittel schwer zu beobachten. Nur unter seltenen günstigen Umständen ist es mir gelungen, dieselbe bei diesem sich so häufig theilenden Infusorium zu verfolgen. Die homogene Substanz rückt von ihrer Lage im oberen Körperende hinter die Mundöffnung herab und bildet hier sodann einen langgestreckten Cylinder, Fig. XIV *a* (mit Essigsäure), der zuletzt von der ringsum immer tiefer greifenden Furchung in zwei Theile getheilt wird. Die untere Hälfte erhält ihre Umbildung an Ort und Stelle während der Neubildung des Kopfendes des hinteren Zwillinginfusoriums. Die obere Hälfte hingegen steigt unter Formveränderungen im vorderen Zwillingsthier langsam in die Höhe, bis sie ihre permanente Lage und Gestalt gewonnen hat.

Nach den soeben beschriebenen, in einer grossen Anzahl von Fällen stets bestätigten und leicht zu kontrollirenden Beobachtungen kann kein Zweifel übrig bleiben, dass der sogenannte Kern jener Ciliaten wesentlich verschieden ist von dem, was man sonst als Kern bezeichnet hat. Man nehme z. B. den Kern einer Amöbe, wie er in Fig. XVIII abgebildet ist oder den einer Epithelzelle von einer lebenden Mückenlarve, abgezeichnet Fig. XVII, so ist der Unterschied auf den ersten Blick erkennbar. Als abgeschlossenes, scharf umgrenztes, granuläres Gebilde wird der Kern der Amöbe während ihrer wechselnden Bewegungen von einer Stelle zur anderen geschoben und gerollt und ist bald hinten, bald vorn, bald seitlich zu sehen. Der viel feiner granulirte Kern der Epithelzelle mit seinem grossen Nucleolus bleibt unbeweglich, als deutlich

umschriebene Kugel, im umgebenden Protoplasma liegen. Keine Körnchenbewegung in der unmittelbaren Nähe dieser Kerne bekundet einen immer neu sie bildenden, chemischen Process. Kein organischer Gestaltungsvorgang bestimmt von Moment zu Moment ihre specifische Lage und Form. Sie sind fertige und stabile Gebilde, deren Stoffumsatz nicht einer sichtbar regen Molekularthätigkeit zu verdanken ist, sondern nur einem stillen Verbrauch- und Ersatzprocesse. Sie sind nicht integrirende Bestandtheile der kontinuirlichen Strömung, welche das Leben des Protoplasma ausmacht, sondern beharrlich gewordene, accessorische Organe, deren gewöhnliche Funktion noch unermittelt ist, aber vermuthlich in Sauerstoffaufnahme besteht.

Ein derartiges Organ, also einen wahren Kern, haben jene hier vorgeführten Ciliaten nicht. Man hat dieselben daher morphologisch für kernlose „Elementarorganismen" zu erklären, deren Protoplasma bei seinem chemischen Kreislauf an einer bestimmten Stelle eine homogene Substanz aus der granulirten Körpermasse hervorgehen lässt und eben so stetig wieder in dieselbe aufnimmt.

Dies schliesst nicht aus, dass andere Infusorien überdies auch einen den Amöben analogen Kern besitzen mögen, noch dass es Infusorien geben kann, bei welchen die homogene Substanz bereits zum organisch fixirten Gewebe geworden ist.

Was ist nun die wahre Bedeutung des eigenthümlichen Protoplasmagebildes, welches wir hier kennen gelernt haben?

Wir werden sogleich sehen, müssen jedoch zuvor — des jetzigen Interesses an der Frage wegen — klarstellen, welche Rolle die homogene Substanz bei der reproduktiven Theilung spielt.

Aus obigen Beobachtungen geht ganz augenscheinlich hervor, dass die homogene Substanz weder die Theilung einleitet, noch irgendwie wesentlich aktiv in dieselbe eingreift, sondern erst ganz zuletzt ebenfalls von dem längst schon eingeleiteten, ja fast vollendeten Theilungsvorgange mit ergriffen wird.

Wir sind daher berechtigt, den bedeutungsvollen Schluss zu ziehen, dass es „Elementarorganismen" höchst entwickelter Art giebt, welche nicht nur keinen wahren Kern besitzen, sondern bei denen überdies das Gebilde, welches bisher für einen Kern gehalten worden ist, nur passiven Antheil an der Theilung nimmt.

Um diesen Schluss zu kräftigen, kommt noch der Umstand hinzu, dass die Knospenbildung, wie sie so häufig bei Vorticella microstoma zu sehen ist, nicht nur ohne Beihülfe eines wahren Kerns, sondern auch ohne jegliche Beihülfe der homogenen Sub-

stanz vor sich geht. Ich muss gestehen, dass trotz der allgemeinen Annahme dieser Knospenbildung ich einige Zeit über die Echtheit derselben in Zweifel war. Ich sah ganz kleine Individuen von Vorticella microstoma auf unserer Epistylis festsitzen und kam auf den Verdacht, dass die für Knospen gehaltenen Individuen nur äusserlich befestigte junge Infusorien seien. Durch näheres Studium überzeugte ich mich jedoch von der Wirklichkeit dieser merkwürdigen Vermehrungsweise. Anhebende Höcker, deren innere Substanz mit der Substanz der Vorticella durch einen sichtbaren Kanal verbunden war, sah ich nach und nach sich zum jungen, bewimperten Thier entwickeln. Die am entgegengesetzten Pol liegende homogene Substanz veränderte bei der Knospenbildung ihre Lage nicht und nahm auch durch keinen Ausläufer an dem Vorgange Theil.

Wenn man nun bedenkt, was in den vorgeführten Fällen die Theilung wirklich zu Stande bringt, nämlich die Verdoppelung eines organisch schon recht komplicirten Individuums, so müssen wir gestehen, dass bei der reproduktiven Theilung organischer Individuen — worunter ja auch sämmtliche „Elementarorganismen" gerechnet werden — der Kern keine wesentliche Rolle spielen kann, dass vielmehr diese Theilung in einigen ihrer ausgeprägtesten und verwickeltsten Formen jedenfalls ohne Hülfe irgend eines Kerns vor sich geht.

Kommt nun, wie es den Anschein hat, dem Kern bei der Theilung des Eis und anderer Zellen eine wesentliche initiative Bedeutung zu, so sind jene Zellen entweder etwas ganz anderes wie Elementarorganismen, oder es muss gezeigt werden, warum sie im Gegensatz zu unstreitig wahren „Elementarorganismen" — also im Gegensatz zu wirklich einheitlichen, unzusammengesetzten und selbständig in sich geschlossenen Lebensformen — eine Theilungsart haben, welche kraft der aktiven Einwirkung eines Kerns unter höchst eigenthümlichen Differenzirungen von dessen Substanz sich abspielt.

Was die karyokinetische und die sonstigen Differenzirungen der Kernsubstanz betrifft, so darf man den Figurationen derselben keine selbständige Bedeutung zuschreiben, sondern muss sie einfach für partielle Gerinnungen und Lösungen ansehen, welche durch ihre Regelmässigkeit einen unter höchst specifischen Veränderungen ablaufenden Molekularvorgang bekunden.

Der Schwerpunkt der Frage liegt in der Rolle, die der Kern überhaupt beim Theilungsvorgange spielt.

Bei der Furchung der Eizelle scheint die Kernsubstanz den Process einzuleiten.

Die Infusorientheilung hingegen vollzieht sich ohne Hülfe von Kernsubstanz.

Wir haben hier offenbar ein biologisches Grundproblem vor uns, dessen naheliegende Lösung nicht zu unserer jetzigen Aufgabe gehört, aber gewiss einmal zu einer tieferen Einsicht in die reproduktive Entwickelung höherer Lebensformen führen wird.

Die Organisation des Protoplasma.

In früheren Arbeiten habe ich gezeigt, dass gewisse nackte Protoplasmaindividuen — wovon ein Exemplar der schönsten Art sich hier Fig. XIX abgebildet findet —, dass solche sich stetig vorwärts bewegende, amöboide Wesen einen einzigen, sich fortwährend erneuernden Fortsatz bilden.

Welcher eigenthümliche Process dieser Bildung und Bewegung zu Grunde liegt, das habe ich auch hier bereits in der Einleitung erläutert.

Es gilt jetzt zu erkennen, wie in einem solchen, durch lebendige Bewegung entstehenden Fortsatz, bereits alle wesentlichen Grundzüge des Thierkörpers vorgebildet sind.

Es ist nicht Vermuthung, sondern Gewissheit, dass der aus der granulirten Matrix hervorbrechende hyaline Stoff chemisch höher steht, wie die übrige Körpersubstanz. Wird sie ja doch sichtbar an ihrer Berührungsfläche mit dem Medium zersetzt und fällt dann erst wieder unter Schrumpfung in den granulirten Zustand zurück. Das Kopfende oder die Spitze eines derartigen Protoplasmaindividuums oder Fortsatzes wird somit von einer höheren chemischen Substanz gebildet, wie der übrige Körper, und es wird diese höhere Substanz durch die das Protoplasmaindividuum wieder vervollständigenden Affinitäten von Innen heraus in ununterbrochenem Fluss neu erzeugt. Man hat demnach einen chemisch sich steigernden Wirbel vor sich, der seine Spitze oder chemische Kulminationsfläche stets erneuert den äusseren Einwirkungen darbietet.

Dieser Zusammenstoss des organischen Wesens an seinem Höhepunkte mit der es naturgemäss umgebenden Aussenwelt kann überhaupt als die centrale Funktion des nackten Protoplasmaindividuums betrachtet werden; denn alle anderen Lebensverrichtungen arbeiten auf die Erreichung dieses einen Resultates hin.

Die Ernährung ist — wie schon zuvor erwähnt — nichts weiter wie die Wiederherstellung vermittelst komplementären Ersatzmaterials des solchermassen funktionell zersetzten Protoplasma, und die Depuration oder sogenannte Vacuolenbildung besteht allein nur zum Behuf der Elimination der dem lebendigen Kreislaufe entfallenen oder nicht zuzuführenden Produkte. Die Bewegung aber ist der sichtbare Massenausdruck dieses ganzen eigenthümlichen Wechselspiels des Protoplasma und seiner Umgebung.

Mit dieser innig ineinandergreifenden und sich gegenseitig bedingenden Gruppe von Lebensthätigkeiten sind denn auch die vitalen Funktionen vollgewachsener Protoplasmaindividuen erschöpft. Was sonst noch an Lebensphänomenen übrig bleibt, also Wachsthum und Fortpflanzung, zielen ebenfalls darauf hin, denselben einheitlichen Vorgang zu erneuern und zu vervielfältigen.

Somit wären denn die lebendigen Funktionen einfachster „Elementarorganismen“ aus einem einzigen Gesichtspunkte begreiflich, aber das Merkwürdigste dabei ist, dass auch deren Organisation, also ihre Form und die besondere Lagerung ihrer differenzirten Theile, sich naturgemäss aus demselben chemischen Kreislauf ergiebt. Man betrachte nur aufmerksam das fliessende Protoplasmaindividuum, Fig. XIX, und man wird gestehen müssen, dass ihm wenig fehlt, um ein fertiges Thier zu sein. Obgleich seine Substanz durch und durch in Fluss befindlich ist, behält sie doch eine bestimmte Gestalt bei und differenzirt sich im Dahinfliessen je nach ihrer besonderen Stellung im chemischen Kreislauf. Vorn wird sie zur hyalinen, sich streckenden Substanz, der es hauptsächlich obliegt, den sogenannten Reizen der Umgebung funktionell zu begegnen, woraufhin sie zersetzt und schrumpfend die festere, ständig scheinende und granulirt werdende Umhüllung bildet, deren Stoff nach und nach — durch anhebende Restitution ins Innere gezogen — der chemisch kumulirenden, granulirten Matrix einverleibt wird, aus welcher zuletzt wieder an der Spitze die hyaline Substanz hervorbricht. Die vorn aufgenommene und in die Mitte abgelagerte Nahrung dient zur Wiederherstellung des funktionell zersetzten Protoplasma, und das in der Nähe befindliche depurative Bläschen entfernt sowohl die funktionellen, wie auch die nutritiven Zersetzungsprodukte. Ganz hinten werden die unverdaulichen Nahrungsreste nach Aussen entleert.

Unsere fliessende Einheit giebt demnach, durch einen Cyklus von überschaubaren Veränderungen, spontane Gestaltung einem länglich gestreckten, dreiachsigen, bilateral symmetrischen Wesen

mit Kopf- und Hinter-Ende, contraktilem Ektoderm, fliessendem, granulirtem Endosark, worin Nahrungskügelchen und eine ihre Lage ziemlich ständig behauptende depurative Blase sich befinden, und aus welcher zuletzt — während der sich vollendenden Wiederherstellung — die das ganze Gebilde chemisch und funktionell kulminirende Substanz hervorgeht, wodurch der stets im Raum vorwärts drängende Kopf des Protoplasmaindividuums entsteht.

Wir haben hier demnach ein komplicirtes organisches Gestalten vor uns, dessen Ursachen wir deutlich einzusehen und nachzuweisen vermögen. Man wird nicht umhin können, zu gestehen, dass, verglichen mit vorliegendem Protoplasmaindividuum, jene hier untersuchten Infusorien gar keine so entfernte Entwickelungsstufe darstellen. Im Grunde ist es eine ähnlich angeordnete, nur etwas mehr geweblich fixirte Organisation, welche uns hier begegnet. Die fraglichen Ciliaten unterscheiden sich von unserem fliessenden Protoplasmaindividuum hauptsächlich durch ein wirklich ständig gewordenes und auch den Kopf umhüllendes Ektoderm.

Um diese höhere Entwickelungsstufe der lebendigen Substanz zu erklären, ist es jedoch nur nöthig anzunehmen, dass das die Aussenfläche bildende Protoplasma nach funktioneller Zersetzung sogleich ohne weitere Massenverschiebung an Ort und Stelle wieder hergestellt wird. Dass dies thatsächlich der Fall sein muss, ist leicht ersichtlich. Wo keine leblose Hülle oder ein sonst schützendes Gerüste die lebendige Substanz an ihrer Berührungsfläche mit dem Medium vor rascher Zersetzung bewahrt, muss eine entsprechende Wiederherstellung an Ort und Stelle einer solchen unvermeidlich erfolgenden Zersetzung Schlag für Schlag Stich halten. Nur so kann sich ein organisches Gewebe ständig erhalten. Beweise für ein derartiges Verhalten sind gerade bei den Infusorien mannigfach vorhanden.

Ausser der bekannten, allgemeinen Cirkulation der körnchenreichen, inneren Substanz kann man bei vielen Infusorien bei aufmerksamer Betrachtung ganz in der Nähe des Ektoderms ein Oscilliren von Körnchen wahrnehmen, die nicht an dem allgemeinen Kreislauf Theil nehmen. Beim Anstossen gegen fremde Körper steigert sich diese Oscillation in der Nähe der berührten Stelle, und mehr körnchenhaltiger Stoff wird dem allgemeinen Kreislauf entzogen, um hier herstellende Dienste zu leisten. Dass dies wirklich die Bedeutung jener Körnchenbewegung ist, kann man deutlich nach Verletzungen des Ektoderms sehen. Bei gänzlicher Neubildung einer zerstörten Parthie ist der Molekularvorgang auf's

Höchste gesteigert, und rasch entstehende und vergehende depurative Blasen an Ort und Stelle beweisen seine chemische Natur.

Am schönsten habe ich diese interessante Ektodermbildung bei einem ungeheuren, beinähe 1 mm messenden Exemplar von Paramaecium bursaria beobachtet. Das Thier war so vollgepfropft mit Arcellen, Bacillarien und anderen Protisten, dass es an manchen Stellen seiner Umhüllung zu platzen drohte und wirklich beim Anstossen gegen fremde Körper verschiedene Male an solchen Orten sein Oberflächenäquilibrium verlor. Da das solchermassen gespannte Ektoderm höchst durchsichtig und weitmaschig war und auch die Cilienbewegung stellenweise sistirte, so konnte der Herstellungs- und Erhaltungs-Process bei der ziemlich ruhigen Lage des Thieres genau verfolgt werden.

Viele Infusorien scheiden, wenn durch irgend welche Ursache die Lebensthätigkeit, d. h. der das Leben mit sich führende chemische Kreislauf herabgesetzt ist eine leblose, schützende Hülle an ihrer Oberfläche aus.

Unter ungünstigen Lebensbedingungen verlieren oft junge Infusorien ihr Oberflächenäquilibrium und werden zu amöboiden Wesen, deren Substanz nach und nach unter beständigen Formveränderungen zerfällt.

Bei manchen Arten von jungen Flagellaten ist die Körpersubstanz normal amöboiden Veränderungen ausgesetzt. Man kann beobachten, wie beim Vorwärtsschwimmen hintere Körperparthieen ihr Oberflächenäquilibrium verlieren, sich lang ausziehen und unter amöboiden Veränderungen zuletzt schrumpfend wieder einverleibt werden. Später wird dann die Oberfläche des wachsenden Individuums durch hinlänglich rasche Wiederherstellung zum ständig fixirten Gewebe. — Doch ist mir eine Art vorgekommen, welche sich die Neigung zu amöboiden Veränderungen zu anhaltendem Nutzen gemacht hat. Dieselbe setzt sich am unteren Körperende fest, streckt nach allen Seiten hin astförmige Ausläufer aus, schlägt mit ihrer langen Peitsche Futter auf dieselben herab, welches — vermöge seiner chemischen Affinität — mit dem Protoplasma des berührten Ausläufers verschmilzt und durch dessen erfolgende Schrumpfung ins Innere gezogen wird.

Durch Ueberlegung aller dieser Verhältnisse erhält man einen ziemlich deutlichen Einblick in die lebendige Gestaltung eines organischen Gewebes und kann gewiss sein, dass da, wo Infusorien keinen leblosen Schutz ihrer Körperoberfläche besitzen, sie durch adäquate Wiederherstellung an Ort und Stelle ihr immer

wieder durch äussere Reize zersetztes Ektoderm eben so rasch erneuern müssen.

Nachdem wir nun aus einer fortgeschrittenen Entwickelung der lebendigen Substanz das Entstehen des Infusoriumektoderms kennen gelernt haben, kann es nicht schwer fallen, auch der homogenen Substanz oder dem sogenannten Kern eine richtige Stellung anzuweisen. Es kann wohl kaum ein Zweifel obwalten, dass wir hier ein Homologon und Analogon der bei nackten Protoplasmaindividuen aus der granulirten Matrix hervorbrechenden hyalinen Substanz vor uns haben. Eingeengt nach vorn zu durch eine geweblich fixirte Umhüllung nimmt sie hier — dem modificirten lebendigen Kreislauf gemäss — eine etwas veränderte Stellung ein. Wir finden sie jedoch in lebenskräftigen Individuen stets gegen das Kopfende zu gelegen, und wo sie sich überdies auch noch tiefer in den Körper hinein erstreckt, können wir vermöge der Körnchenströmungen entsprechende Komplicationen im chemischen Kreislauf nachweisen. Ihr enges Anliegen an das Ektoderm ist ein ferneres Zeugniss für diese Auffassung.

Kann man nun wohl eine einigermassen gegründete Vermuthung über die funktionelle Bedeutung dieser homogenen Substanz auszusprechen wagen?

Wenn man bedenkt, dass die den Kopf bildende hyaline Substanz unseres nackten Protoplasmaindividuums das kulminirende Produkt des ganzen lebendigen Kreislaufs repräsentirt, dessen Funktion es ist, die Eindrücke der Aussenwelt aufzunehmen, so wird man es nicht für allzu kühn halten, wenn ich es als wahrscheinlich ausspreche, dass man es hier mit einem ganz primitiven Nervencentrum zu thun hat. Die eigenthümliche Lage der homogenen Substanz, da wo analogienweise das Thier am empfindlichsten sein sollte, würde sie geeignet machen, die Wirkung der an der Aussenfläche zerstreut empfangenen Reize in sich zu sammeln, zu steigern und dann — durch ihren eigenen centralen Zusammenhang mit dem ganzen lebendigen Cyklus — die gesammte Reaktion des Thieres zu beeinflussen.

Dieser wahrscheinliche Sachverhalt soll hier jedoch nicht weiter verfolgt werden. Das Gesagte möge nur als Fingerzeig für fernere Forschungen dienen.

Wie genau der organische Bau jener Infusorien abzuleiten ist aus den Eigenschaften des Protoplasma, wie wir sie bei amöboiden Individuen kennen zu lernen Gelegenheit haben, sei noch erläutert an der Lage und Anzahl der depurativen Blasen.

Ich habe an anderen Orten nachgewiesen, dass es bei Moneren und Amöben zwei ganz verschiedene Arten von Depuration giebt. Erstens die funktionelle Depuration, welche die durch das Spiel mit den äusseren dynamischen Reizen entstehenden Zersetzungsprodukte eliminirt. Zweitens die nutritive Depuration, welche die Zersetzungsprodukte entleert, die durch die gegenseitige chemische Einwirkung von Nahrungsstoffen und dem sie berührenden und gewöhnlich in Form eines Kügelchens einschliessenden Protoplasma entstehen. Wo die Lagerung der Theile günstig ist, da kann eine einzige Blase beide Funktionen zugleich versehen. Dies ist der Fall bei unserem nackten Protoplasmaindividuum, Fig. XIX *b*, wie auch bei unserer Epistylis, Fig. I *b*. Die Nahrungskügelchen werden hier in der Nähe des funktionell zersetzten Protoplasma gebildet, und ein einziges Bläschen reicht hin, die Zersetzungsprodukte beider Vorgänge zu sammeln und nach Aussen zu schaffen.

Anders verhält es sich bei der Schrumpfung langer, von Nahrungskügelchen entfernter Fortsätze. Hier wird jedesmal in der Nähe der Basis eines solchen schrumpfenden Fortsatzes eine oder mehrere depurative Blasen gebildet, welche sodann allein die abgespaltenen Produkte dieser funktionellen Zersetzung eliminiren. In dem langgestreckten Körper von Paramaecium aurelia, Fig. XII, bei welchem erst weit hinten die Nahrungsstoffe mit Protoplasma zu Nahrungskügelchen vermengt werden, sehen wir das fertige Nahrungskügelchen (*c*) in den hintersten Theil des Leibes ganz in Nähe der hinteren „Vacuole" (*b*) hinabsinken. Hier ruht es eine Weile, bis die Produkte des stürmischen Zersetzungsprocesses, der Anfangs zwischen Nahrung und Protoplasma sich ereignet, von der depurativen Blase angesammelt und in rythmischen Schlägen nach Aussen entleert sind. Dann erst, wenn ein chemisch stabilerer Zustand sich hergestellt hat, steigt das Nahrungskügelchen nach oben, um vom allgemeinen Kreislauf aufgenommen zu werden.

Oben am Kopfende, in der Nähe der homogenen Substanz, wo die funktionelle Thätigkeit am rührigsten ist, befindet sich naturgemäss die zweite depurative Blase *b*.

Wo immer der funktionelle oder nutritive Vorgang Depuration erfordert, da entstehen in Protoplasmaindividuen depurative Blasen und wo dieselben eine ständige Lage bewahren, da kann man sicher sein, dass solche Lage jedesmal durch den fest eingehaltenen und völlig geregelten chemischen Kreislauf bedingt ist.

Bei der Wiederausbreitung zusammengeballter Actinophrys-

arten kann — nach einigen vorläufigen Wandelungen — die ständige funktionelle Lokalisirung der depurativen Blase direkt beobachtet werden.

Solchermassen vermögen wir denn im Allgemeinen den Bestand des gegliederten Infusorienkörpers und seiner mannigfachen vitalen Verrichtungen aus denjenigen Eigenschaften des Protoplasma abzuleiten, die der es bildende chemische Kreislauf naturgemäss mit sich führt.

Erinnert man sich daran, dass bisher sowohl die Ursache der organischen Gestaltung wie auch die Triebfedern aller wesentlichen Lebensfunktionen uns völlig unbegreiflich vorlagen, so wird man eingestehen müssen, dass das eingehende Studium nackter Protoplasmaindividuen ein überraschendes Licht auf das grosse Geheimniss des lebendigen Wirkens und Webens geworfen hat.

Es ist nun doch wenigstens ein kleiner Anfang gemacht, das im „Elementarorganismus" so kompakt eingeschlossene Lebensräthsel wissenschaftlich zu durchdringen, indem es in seinen Grundzügen jetzt in aller Wirklichkeit auf chemische und physikalische Gesetze zurückgeführt ist.

Wachsthum und Fortpflanzung.

Giebt man sich Rechenschaft über das Wachsthum eines aus „Elementarorganismen" zusammengesetzten Thieres, so begnügt man sich gewöhnlich damit, diesen Vorgang hauptsächlich auf die Vermehrung der morphologischen Elemente zurückzuführen. Die Vervielfältigung der den Organismus bildenden „Zellen" wird als die Hauptursache seiner Massenzunahme bezeichnet. Dadurch wäre dann das Wachsthum direkt aus der Fortpflanzung abgeleitet, wäre einfach als eine unmittelbare Folge derselben begriffen.

Warum aber solche durch Zellenvermehrung bewirkte Massenzunahmen einen bestimmt vorgezeichneten Bestand des Gesammtorganismus erstreben, erreichen und innehalten, das bleibt bei einer derartigen Anschauung durchaus räthselhaft.

Da wir nun in den hier betrachteten Infusorien sehr klar eine ganz bestimmte Organisation vor uns haben, so bietet sich — bei diesen besonderen „Elementarorganismen" wenigstens — das Problem des Wachsthums unverworren dar, nicht nur als blosse Massenzunahme, sondern auch als Erreichung eines durch Abkunft scharf vorgeschriebenen, höchst eigenthümlichen Baues.

Einverstandenermassen hat man hier keine Zellenvermehrung als Ursache der Massenzunahme, aber man hat auch offenbar keine Vermehrung gleichwerthiger Moleküle.

Wenn ein scheinbar undifferenzirtes Protoplasmaindividuum vorliegt, so kann man sich leicht nach physikalischen Analogien der Täuschung hingeben, als sei dessen Massenzunahme einfach nur durch Intussusception neugebildeter lebendiger Moleküle bewirkt. Man fasst dann die ganze Protoplasmamasse auf als bestehend aus gleichwerthigen Molekülen, welche die räthselhafte Macht besitzen, von Aussen zugeführtes Material in ihres Gleichen zu verwandeln und lebendig zu machen; oder man fasst sie auch auf als bestehend aus wachsthums- und theilungs-fähigen Keimchen, wobei dann das ganze Problem des Wachsthums und der Fortpflanzung völlig ungelöst, einfach nur ad infinitum in immer weitere hypothetische Elemente der erscheinenden Masse verlegt wird.

Ich habe gezeigt, dass Protoplasma sein lebendiges Bestehen einem specifischen, chemischen Kreislauf verdankt, durch welchen unzweifelhaft dargethan ist, dass das Protoplasma eine chemische Einheit ausmacht, das heisst eine Substanz, wovon jeder Theil mit jedem anderen Theil in einem ganz bestimmten chemischen Verhältniss steht. Protoplasma ist somit kein Aggregat gleichwerthiger Moleküle, sondern eine geschlossene und fliessende Kette heterogener Elemente.

Was die herrschende Annahme eines physikalischen Aggregats bestärkt hat, ist die Thatsache, dass abgetrennte Theilchen einer Protoplasmamasse dieselben vitalen Eigenthümlichkeiten zeigen, wie die Masse selbst: sie ernähren sich, wachsen und führen amöboide Bewegungen aus.

Dieses lebendige Fortbestehen abgetrennter Protoplasmatheilchen ist jedoch sicherlich folgendermassen zu verstehen:

Im unverletzten Zustande sind die funktionelle Zersetzung und die darauf folgende Wiedervervollständigung die wahren Triebfedern der vitalen Bewegungen des Protoplasma und damit auch aller seiner anderen vitalen Verrichtungen. Wird nun die Ganzheit eines Protoplasmaindividuums nicht nur funktionell beschädigt, sondern darüber hinaus durch aussergewöhnliche Eingriffe verstümmelt, so ist auch dann die Wiedervervollständigungsfähigkeit die wahre Kraft, welche das Leben in Gang erhält und durch allmähliche Herstellung jener verstümmelten Ganzheit zuletzt die Spuren des Schadens austilgt.

Dies wird sichtlich offenbar bei solchen Protoplasmaindividuen, deren Theile schon morphologisch auffallend heterogen sind. Ein Infusorium restaurirt seine Ganzheit nach Verstümmelung dadurch, dass es — je nach dem — einen neuen Kopf oder ein neues Hintertheil erzeugt. Hier kann daher keine Rede sein von Massenzunahme durch Neubildung gleichwerthiger Moleküle. Der Process ist ganz augenscheinlich der einer Wiedervervollständigung der eingebüssten Ganzheit.

Aber auch abgetrennte Theile von Moneren und Amöben, wenn sie sich auf die Dauer lebend erhalten, stellen zuletzt genau die auch bei diesen niedersten „Elementarorganismen" sehr specifisch eingehaltene Form vollgewachsener Individuen wieder her.

Da nun das Ziel des normalen Wachsthums ganz dasselbe ist, nämlich die Herstellung eines vollständigen Individuums, so ist im wesentlichen Wachsthum die Erreichung einer bestimmten chemischen Vollendung der lebendigen Substanz, vermittelst Wiedervervollständigung eines funktionell abgetrennten Fragments derselben.

Mit dieser Einsicht wird nun auch die Fortpflanzung im Allgemeinen verständlich; denn es ist klar, dass alle Fortpflanzungsarten auf eine eben solche Vervollständigung natürlich, also funktionell abgetrennter Fragmente beruht. Wenn ein Exemplar von Paramaecium aurelia sich in der Mitte theilt, so erzeugt die vordere Abtheilung hauptsächlich ein ergänzendes Hintertheil, die hintere Abtheilung ein ergänzendes Vordertheil. Wenn Knospen sich von Vorticella microstoma ablösen, so müssen auch diese als chemische Fragmente oder Radikale aufgefasst werden, welche durch Bethätigung ihrer eingewobenen, specifischen Affinitäten sich endlich zur völlig saturirten Ganzheit wieder herstellen. Und das Zerfallen eines Individuums in eine Menge von Keimen ist das Zerfallen einer Ganzheit in Bruchstücke, von denen jedes — kraft inhärirender Affinitäten — die Vervollständigungsfähigkeit in sich trägt.

Mit dieser Auffassung wird wenigstens so viel geleistet, dass man nach sonst bekannten und bei der lebendigen Bewegung nachweisbar thätigen chemischen Vorgängen in der specifischen Saturationsfähigkeit chemischer Radikale einen Begriff erhält, wie eine zuvor erreichte chemische Ganzheit der specifischen Entwickelung von Keimen zu Grunde liegen kann.

Nimmermehr und auf keinerlei Weise kann eine solche Entwickelung aus der Aggregation physikalischer Einheiten hergeleitet

werden. Das eigenthümliche Band, welches ungleichartige Elemente auf specifische Weise zusammenhält und zu einer eigens beschaffenen Einheit verknüpft und welches wir im Gegensatz zu physikalischen Verknüpfungsarten „chemisch“ nennen, das liegt auch diesem wie allen anderen Lebensphänomonen zu Grunde.

Wie ganz unzureichend die Erklärung der Fortpflanzung aus der Abtrennung eines Ueberschusses vervielfältigter und eingeschalteter Moleküle sich erweist, ist wohl jetzt ohne weitere Erläuterung ersichtlich und wäre ja auch ohnehin durch die Thatsache der Theilung von Infusorien in vielen Stadien des Wachsthums widerlegt.

Aber auch die Lösung, welche die Hypothese der Paugenesis zu geben versucht hat, kann keinen Augenblick einer näheren Betrachtung Stich halten. Hier soll die Fortpflanzung durch Vervielfältigung heterogener Keime zu Stande kommen. Jeder verschiedenartige Theil eines organischen Individuums soll durch einen ihn speciell reproducirenden Keim in der allgemeinen Keimmasse vertreten sein.

Darwin sagt in seiner „vorläufigen Hypothese der Pangenesis“: „Wenn eines der Protozoa, wie es unter dem Mikroskop den Anschein hat, aus einer kleinen Masse von homogenem, klebrigem Stoff besteht, so wird ein Partikelchen oder Keimchen von irgend einem Theil desselben losgelöst und unter günstigen Bedingungen ernährt, das Ganze reproduciren; aber sollten die obere und untere Fläche eines solchen Wesens in ihrer Struktur verschieden von einander und von seiner centralen Partie sein, dann müssen alle drei Theile Keimchen abwerfen, welche — durch gegenseitige Affinität aggregirt — entweder Knospen oder sexuelle Elemente bilden und zuletzt zu einem ähnlichen Organismus entwickelt würden.“

Da wir nun unzweideutig nachgewiesen haben, dass ein Protoplasmaindividuum eine in allen Theilen verschiedene chemische Struktur besitzt, so müsste nach Darwin's Theorie jedes kleinste Theilchen eines solchen chemisch differenzirten Individuums Keimchen abwerfen, was weder irgendwie möglich ist, noch zu irgend was zu führen vermag. Die sonst so treffliche Hypothese beruht daher bereits an ihrem Ausgangspunkt auf einer irrigen Annahme, nämlich einer molekulären Gleichartigkeit ausgebreiteter Partien der lebendigen Substanz.

Die in dieser Arbeit und in ihren Vorgängern gegebene Erklärung des Wachsthums und der Fortpflanzung bezieht sich na-

türlich nur auf einheitliche Organismen und nicht auf solche, die etwa aus vielen „Elementarorganismen“ zusammengesetzt sind. Für diese bleibt vorderhand das Räthsel unvermindert bestehen. Ich möchte dessen Nichtlösung durch Pangenesis — der scheinbar einzig möglichen Hypothese unter Annahme „vielzelliger“ Organismen — recht eindringlich betonen und wiederhole daher in Darwin's eigenen Worten die Frage: „Wie kann der Gebrauch oder Nichtgebrauch eines besonderen Gliedes oder des Gehirns ein kleines Aggregat reproduktiver Zellen beeinflussen, gelegen in einem entfernten Körpertheil auf solche Weise, dass das Wesen, welches aus diesen Zellen sicht entwickelt, die Eigenthümlichkeiten eines oder beider Eltern ererbt.“

Und zu dieser bedeutungsvollen Frage an die heutige Biologie sei es mir gestattet, noch eine andere hinzuzufügen: Wenn der specifische Cyklus von chemischen Ereignissen, welcher das Protoplasma und dessen Leben ausmacht, in seiner ungehemmten Bethätigung zugleich auch der Entstehungsgrund der Hauptzüge der thierischen Organisation ist, wie ist es da möglich und denkbar, dass ein Aggregat unzähliger, eben solcher „Elementarorganismen“ sich zu einem höheren Thierleib zusammenfügt, sich zweckmässig ordnet, um gerade nur jene selben organischen Grundzüge ihres eigenen Wesens nun auch im Grossen mosaikartig nachzuahmen, um in der That auf principiell ganz entgegengesetzten Wegen wesentlich dasselbe Naturprodukt komplicirtester Art hervorzubringen: — das eine Mal naturwüchsig und verständlich von Innen heraus durch den einheitlichen chemischen Fluss ein und derselben Lebensform, das andere Mal architektonisch, kraft räthselhaften Bewirkens durch planvolle Aneinanderlagerung einer Unzahl solcher autonomer Lebenseinheiten?

Pangenesis.

„Wie kann der Gebrauch oder Nichtgebrauch eines besonderen Gliedes oder des Gehirns Einfluss haben auf ein kleines, in einem entfernten Körpertheil gelegenes Aggregat reproduktiver Zellen und zwar auf solche Weise, dass das Wesen, welches aus diesen Zellen sich entwickelt, die Eigenthümlichkeiten eines oder beider Eltern ererbt? Es giebt auf dem ganzen Gebiet der Physiologie nichts

Wunderbareres. Eine Antwort auf diese Frage und wäre sie auch unvollkommen, würde befriedigend wirken.“ p. 367 [1]) Vol. II.

So Darwin, der, nachdem er auf das Fleissigste biologische Thatsachen eingesammelt und deren Zusammenhang nach äusserlichen Merkmalen sich zurecht gelegt hatte, keine Ruhe fand, bis er dann noch eine Anschauung ausgearbeitet, welche das einheitliche Bewirken jener scheinbaren Zusammengehörigkeit zu erklären im Stande sei. Darin eben bestand seine Grösse. Diesem theoretischen Hange in ihm haben wir die feste Begründung jener tüchtigeren, hoffnungsreicheren Lebensanschauung zu verdanken, welche alles organische Bilden und alles sonstige Geschehen als fortlaufende Entwickelung solidarisch verknüpft und im künftigen Zeitengange unserer Rasse hienieden eine immer höhere Entfaltung verspricht.

Dann erst feiert eine Wissenschaft ihren vollen Triumph, wenn sie dahin gelangt, von einem einheitlichen Standpunkte aus alle ihre Einzelheiten zu begreifen, wenn sie die eine, geheime, immer gleiche Triebfeder entdeckt, welche im Widerspiel mit anderen Kräften ihre tausendfältigen Erscheinungsweisen zum gesetzmässigen Ausdruck bringt.

Darwin war sich wohl bewusst, dass seine Descendenztheorie, so lichtverbreitend sich dieselbe auch erwiesen hatte, dennoch nur die groben Züge, den allgemeinen Massenausdruck des Entwickelungsprocesses aus selbst wiederum höchst zusammengesetzten Vorgängen erklärt, dass sie nicht in die geheime Werkstätte der Molekularkräfte eindringt, wo in Wahrheit alle Lebenserscheinungen ihre unmittelbare Verwirklichung finden.

Beim näheren Erwägen der allmäligen Entwickelung organischer Arten musste sich vor Allem die Frage aufwerfen, wie denn eigentlich individuelle Anpassungen oder anderweitig entstandene Abänderungen des Individuums nunmehr auch auf dessen Nachkommenschaft übertragen werden. Und da es im Ganzen ja klar ist, dass sämmtliche Lebensformen solchermaassen durch Vererbung allmälig erworbener Abänderungen sich entwickelt haben müssen, so verlangt offenbar jene Frage als vollgültige Antwort eine umfassende Theorie der gesammten Organisation und aller damit zusammenhängenden Lebensfunktionen, was in der That gleichbedeutend mit einer Lebenstheorie überhaupt wäre.

---

[1]) Darwin, „Animals and Plants under Domestication“ American Edition 1876.

Vorerst jedoch handelt es sich darum, die Uebertragung der gerade jetzt bestehenden Eigenschaften organischer Wesen auf ihre nächsten Nachkommen verstehen zu lernen. Es soll eine Erklärung gefunden werden für die unmittelbar vorliegenden Thatsachen der individuellen Vererbung. Wie kommt es also, dass die Eigenschaften elterlicher Organismen sich vollwerthig repräsentirt finden in dem meistens winzigen Keime, aus dem ein neues, gleichgeartetes Individuum sich entwickelt?

Dies ist doch wohl eine naturwissenschaftlich völlig berechtigte Frage! Für Darwin's eigenthümliche Beantwortung derselben wurde massgebend die allgemein zugegebene und scheinbar wissenschaftlich begründete Annahme, dass alle höheren Organismen vielzellige Wesen sind, dass sie in der That aus einer Association autonomer Elementarorganismen bestehen. Wenn dem nun wirklich so ist, so kann der Schluss gar nicht umgangen werden, dass jede der selbstständigen Einheiten — jede einzelne Zelle also — irgendwie im reproducirenden Keime vertreten sein muss. Denn es ist einleuchtend, dass die Modifikationen, welche der Organismus während seiner Anpassung erfährt, allein nur in Veränderungen bestehen kann, welche sich in den einzelnen Elementarorganismen ereignen, aus denen er eingestandenermassen zusammengesetzt ist. Sollen demnach die von den einzelnen Elementarorganismen erworbenen Eigenschaften getreulich in einem neuen Organismus wiedererzeugt werden, so muss unabänderlich etwas, was jene Eigenschaften in sich birgt, in den reproducirenden Keim eingehen. Und da nun jede Zelle schon vermöge ihrer eigenthümlichen Lage und ihres besonderen Zusammenhangs mit anderen Zellen, dann aber auch in ihrer ganzen inneren Beschaffenheit Ausdruck ihrer speciell erworbenen Entwickelung ist, so muss — damit sich die Entwickelung beständig forterbt — ein Träger der Eigenthümlichkeiten einer jeden einzelnen Zelle sich an der Reproduktion des zusammengesetzten Organismus betheiligen.

Darwin sucht dieser aus zelltheoretischen Principien unausweichlich sich stellenden Forderung der Vererbung gerecht zu werden. Er sagt: „die Einheiten oder Zellen des Körpers werden gewöhnlich von Physiologen für autonom gehalten. Ich gehe einen Schritt weiter und nehme an, dass dieselben reproduktive Keimchen abwerfen. Ein Organismus erzeugt daher seine Art nicht als Ganzes, sondern jede einzelne Einheit erzeugt ihre Art. Es ist häufig von Forschern behauptet worden, dass jede Zelle einer

Pflanze die potenzielle Fähigkeit besitze, die ganze Pflanze zu reproduciren. Sie besitzt diese Fähigkeit jedoch nur, weil sie Keimchen von jedem Theil der Pflanze enthält. Wenn eine Zelle oder Einheit durch irgend eine Ursache modificirt ist, dann werden die davon abgegebenen Keimchen auf gleiche Weise modificirt sein." p. 398.

Zur eindringlichen Beherzigung Aller sei es nochmals betont, dass eine Biologie, welche sich auf die Zellentheorie stützt, konsequenterweise gezwungen ist, sich diese Grundannahme der Pangenesis zu eigen zu machen, denn sie ist deren ganz nothwendige, unumgängliche Forderung.

Wir haben also den vielzelligen Organismus vor uns und es ist unsere Aufgabe, eine Vorstellung zu gewinnen, wie die von jeder Zelle abgetrennten Keimchen es fertig bringen, einen neuen Organismus derselben Art zu reproduciren.

In den Säften organischer Wesen kreisen nach Darwin im wilden Durcheinander eine unvorstellbare Menge von Keimchen — eine Unzahl derselben von jeder einzelnen Zelle abgeworfen — und nun gilt es aus diesem Chaos an besonderen Arten, oft auch noch in besonderen Behältern eine vollständige Auswahl aller zur ganz eigenartigen Reproduktion nöthigen Keimchen ordnungsgerecht einzusammeln. Dieses regelrechte Zusammenfinden am Reproduktionsort der richtigen Anzahl von Keimchen aus jeder der Milliarden Zellen eines höheren Organismus ist eine Aufgabe, vor deren baaren Vorstellung die Flügel der regsten Fantasie erlahmen müssen. Darwin hilft sich über diese kolossale Schwierigkeit einfach dadurch hinaus, dass er eine besondere Wahlverwandtschaft der zur Reproduktion zusammengehörigen Keimchen annimmt. Da sich nun aber nicht alle im Organismus befindlichen Keimchen zu zugehörigen Reproduktionsgruppen allenthalben im Körper zusammenhäufen, so müsste ferner angenommen werden, dass am Entstehungsort reproduktiver Anhäufungen die elterlichen Gewebe eine ganz absonderliche Anziehungskraft ausüben. Wir hätten demnach allein nur zur Bildung des Keimkörpers schon zwei im ganzen übrigen Bereich der Natur unerhörte Kräfte zu erfinden, wovon die erstere eigentlich bereits das ganze Geheimniss der organischen Bildung in sich birgt. Denn was wäre im Grunde eine vollzählige durch specifische Affinitäten zusammengehaltene Gruppirung von Keimchen aus jeder Zelle anders als der Homunkulus selbst, als das in mikrographischer Reduktion wiedergegebene leibhaftige Abbild des zu reproducirenden Orga-

nismus. Einfache Kugelgestalt könnte eine solche vollzählige, den ganzen Zellenleib repräsentirende Keimchengruppe nimmermehr annehmen; denn da jedes Keimchen kraft seiner bestimmten, nahezu unfehlbaren Affinität zu anderen ganz bestimmten Keimchen in fester Lage mit diesen verbunden gedacht wird und da das Specifische der Affinität bei jedem Keimchen von dem ganz specifischen Verhältniss seiner Bildungszelle zu anderen Zellen herrühren muss, so würden sich die Keimchen durchaus ordnungsgerecht, gemäss ihrer Herkunft aus ihren Bildungszellen, gruppiren, was zu keiner anderen Gestalt führen könnte, als einer Miniaturdarstellung des zu reproducirenden Organismus.

Um jedoch nicht hier schon mit unserer Theorie stecken zu bleiben, wollen wir absehen von der unter ihrer fundamentalen Annahme nöthigen Gruppirungsweise der Keimchen und uns ein weiteres Bild zu machen suchen, wie es sodann zugeht, dass die Keimchen der reproduktiven Gruppe nach und nach den erwachsenen Organismus aufbauen.

Eine wissenschaftliche Hypothese bezweckt hauptsächlich die Anschaulichkeit der Vorgänge, welche zu einen vorhandenen Resultate führen. Wozu sonst die Annahme von Molekülen und Molekularbewegungen, wenn nicht um Massenwirkungen in ihrem Entstehen klar zu machen. Die Anschaulichkeit ist überall das leitende Princip der naturberechtigten Hypothesenbildung.

Leider haben wir zu gestehen, dass die Vorstellung, welche sich Darwin von der Entfaltung des Keimchenaggregats zum Zellenorganismus gemacht hat, eine höchst nebelhafte ist. Zuerst ist nicht klar, was wirklich in einem reproduktiven von Keimchenaggregat den ersten Anstoss zur Entwickelung giebt. Darwin sagt ausdrücklich: „die Entwickelung jedes Keimchens hängt von seiner Vereinigung mit einer anderen Zelle ab, welche gerade ihre Entwickelung begonnen hat und welche jenem Keimchen rechtmässig in der Ordnung des Wachsthums vorangeht." „In allen Fällen müssen die geeigneten Keimchen gemäss ihrer Wahlverwandtschaft sich in rechtmässiger Ordnung mit vorgebildeten, nascenten Zellen vereinigen." p. 375.

Zu dieser sonderbaren Anschauung wurde Darwin geführt durch den Umstand, dass der Pollen von Pflanzen, der ja auch aus Keimchen bestehend gedacht werden muss, die Fähigkeit besitzt, die Gewebe der Mutterpflanze in ihrer Entwickelung zu beeinflussen, sie gleichsam zu befruchten. Er glaubte nun, dass etwas Aehnliches bei jeder Gewebeentwickelung vor sich geht, dass

z. B. bei der Neubildung von beschädigten oder ganz verloren gegangenen Körpertheilen die Zellen an der Verletzungsfläche durch blosse Selbsttheilung nur ihre ganz eigene Art reproduciren würden, dafs aber verbunden oder befruchtet von den die rechtmässige Ordnung der embryonalen Entwickelung repräsentirenden Keimchen, sie nunmehr die specifische Beschaffenheit des fehlenden Körpertheils wiedererzeugen. Somit wäre das Wachsthum oder die individuelle Entwickelung nichts weiter wie ein durch specifische Keimchen verursachter Befruchtungsprocess, der Lage für Lage die sich theilenden Zellen zu einer heterogenen Bildung zwingt, welche genau die eigenartige Beschaffenheit derjenigen elterlichen Zelle reproducirt, von der das besondere befruchtende Keimchen abstammt.

Wir werden gleich sehen, dass eine derartige Befruchtung, ganz abgesehen von ihrer Absonderlichkeit und Unvorstellbarkeit als eine Inkonsequenz der Grundannahme der Pangenesis angesehen werden muss, bei der ja keine heterogene Bildung, keine Epigenesis irgend welcher Art möglich ist, sondern nur eine Vervielfältigung der specifischen Keimchen selbst.

Gesetzt jedoch, dass wirklich die Entwickelung organischer Gewebe irgendwie dadurch vor sich ginge, dass sich Keimchen mit vorgebildeten, nascenten Zellen verbinden, so könnte dies doch nur da geschehen, wo bereits solche vorgebildete Zellen vorhanden sind, z. B. in Pflanzenknospen. Aber wie würde es um das Anheben der Entwickelung in Keimkörpern stehen, die gar keine vorgebildeten Zellen enthalten, die rein nur aus einem Keimchenaggregat bestehend gedacht werden müssen? Hierüber giebt die Theorie nicht den geringsten Aufschluss. Die Parthenogenesis und sonstige theilweise Entwickelung unbefruchteter Eier schliesst den Gedanken aus, dass, wo keine vorgebildeten Zellen vorhanden, es die männlichen Keimchen sind, welche den wesentlichen Antrieb zur Entwickelung geben.

Ueberdies verräth Darwin einen bei ihm überraschenden Mangel an durchdringender Einsicht, wenn er überhaupt eine eigene Zellentheilung parallel der specifischen Keimchentheilung herlaufen lässt, also zwei ganz verschiedene Reproduktionsweisen einmal der Zelle als Ganzes durch Selbsttheilung und dann noch der Zelle als Resultat von Keimchenprolifikation. Er sagt: „Ausser der allgemein angenommenen Vermehrung der Zellen durch Selbsttheilung nehme ich noch an, dafs sie winzige Keimchen abwerfen, welche sich im ganzen Körper verbreiten“ p. 370. Und diese

Keimchen sind es doch, welche später allein alle Zellen reproduciren. Wir haben demzufolge zwei ganz verschiedene Arten von Zellenbildung. Sind dieselben nun auch wirklich mit einander vereinbar?

Hier fragt es sich zunächst, wie eigentlich DARWIN sich die Reproduktion einer Zelle durch Keimchen vorgestellt hat oder vielmehr, wie man sich eine solche Reproduktion im Einklang mit der Grundannahme der Pangenesis wirklich vorzustellen genöthigt ist, mit der Annahme nämlich, dass jeder verschiedene Theil eines Organismus zum Behuf seiner Reproduktion Keimchen abwerfen muss. Nähme man mit BRUECKE an, die Zelle sei ein fast ins Unendliche gegliederter Elementarorganismus, so würde im Sinne der Pangenesis folgen, dass der denselben reproducirende Keim wiederum aus einer Unzahl undenkbar kleinerer Keimchen bestehen müsste, welche jede bezügliche Verschiedenheit im Bau des Elementarorganismus zu repräsentiren hätten. Dass diese pangenetische Schlussfolgerung auch ganz mit DARWIN's Anschauung übereinstimmt, geht aus seiner ausdrücklichen Bemerkung hervor, dass nur ein ganz homogenes „Protozoon“ von einem einzigen Keimchen reproducirt werden könne, dass wenn hingegen „dessen obere und untere Fläche in ihrer Struktur verschieden sind und auch von dessen mittlerer Parthie abweichen, dann alle drei Theile Keimchen abwerfen müssen“ p. 371.

Diese elementare Veranschaulichung des möglichst einfach gedachten Wirkungsgebiets der Pangenesis offenbart auf fast peinliche Weise die Dürftigkeit der Hypothese, welche DARWIN mit gewohnter Bescheidenheit eine vorläufige nennt, von der er jedoch selbst überzeugt war, dass sie alle vorliegenden Thatsachen in einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammenfasse.

Der Pangenesis gemäss kann eine Zelle aus gar nichts Anderem bestehen, als aus einem Konglomerat prolificirter Keimchen. An eine specifische Organisation des Zelleninhaltes ist hierbei gar nicht zu denken. Die Selbsttheilung der specifischen Keimchen —, deren einförmige Vervielfältigung also, ist der alleinige Vorgang, der zur Reproduktion des ganzen zusammengesetzten Organismus führt. Die augenfälligen Resultate der individuellen Entwickelung können somit nur Ausdruck dieses einen Grundvorgangs sein. Demgemäss schliesst denn auch DARWIN seine Darstellung der Pangenesis mit folgendem Satze: „Ein organisches Wesen ist ein Mikrokosmos, ein kleines Weltall, gebildet von einem Schwarm sich selbst vermehrender Organismen, welche unverstellbar klein und

zahlreich wie die Sterne am Himmel sind" p. 399. Wahrlich eine ganz getreue Molekularisirung zelltheoretischer Principien!

Um dieser Anschauung gerecht zu werden, muss man sich den Reproduktionsprocess der Pangenesis etwa folgendermassen vorstellen: Wo im Keimkörper keine vorgebildeten Zellen sind, werden vermittelst eines unbekannten Antriebs die ersten Zellen des neuen Organismus in der embryonalen Reihenfolge durch Prolifikation der entsprechenden Keimchen gebildet. Sie bestehen daher aus nichts weiter wie einem Aggregat gleichwerthiger organischer Elementareinheiten. Durch räthselhafte Affinität angezogen, finden im Innern der so entstehenden Zellen die Keimchen der nächstfolgenden Zellenordnung einen geeigneten Prolifikationsheerd. Auf eine solche Weise, allein nur durch Selbsttheilung specifischer Keimchen, baut sich nach und nach der Gesammtorganismus auf. Die Theilung der Zellen als solche wäre daher nichts weiter wie die Ausstossung des in ihrem Innern ausgebildeten Aggregats der Keimchen nächstfolgender Ordnung.

Jede weitere Entwickelung in den einzelnen Zellen oder jede beim Wachsthum plötzlich entstehende, heterogene Bildung von Zellen, möge sie normal oder abnorm sein, wird erklärt durch einen bisher latent gebliebenen und nun in Thätigkeit gerathenen Prolifikationsprocess dazu geeigneter, von elterlichen Organismen abstammender Keimchen.

Ueberblickt man nun diese mit den so sorgfältig gewonnenen Erfahrungen der Histogenese so unvereinbaren Entwickelungshypothese, so kommt man zuletzt zur vollends niederschlagenden Einsicht, dass sie auch noch ihren eigenen Zweck, ihre einzige raison d'être selbstzersetzend vereitelt: Die ganze Grundannahme der Pangenesis ging ja aus dem Erforderniss hervor, die autonomen Einheiten, also die einzelnen vollwerthigen Zellen im reproduktiven Keimkörper vertreten zu sehen, weil es sich biologisch herausgestellt hatte, dass in ihnen — kraft ihres autonomen Charakters als Elementarorganismen — alle irgendwie bereits variirten Lebenseigenthümlichkeiten sich verkörpert finden und alle weiteren Entwickelungen des Gesammtorganismus sich zunächst an ihnen vollziehen müssen. Nun aber hat eine nähere Beleuchtung der Pangenesis klar gemacht, dass ihr gemäss die Zellen gar keine autonomen Einheiten sein können, sondern nur ein durch Keimchentheilung entstandenes und durch Kohäsion zusammengehaltenes Aggregat gleichwerthiger organischer Moleküle. Es kann sich daher irgendwelche Entwickelungsveränderung nicht an den Zellen

als solchen, sondern allein nur an ihren Elementarbestandtheilen, den Keimchen vollziehen, und zwar müsste jede Entwickelungsveränderung, welche in einer Zelle sich ereignet, jedes einzelne, gleichwerthige Keimchen fast absolut gleichmäfsig abändern; denn wie könnten sonst erworbene Eigenschaften getreulich vererbt werden? Nicht die Zelle, sondern nur das Keimchen wäre demzufolge ein wahrer Elementarorganismus.

Ein Keimchen reproduciert nur seine eigene Art. Nichts zeichnet demnach ein Keimchen als Bestandtheil einer Zelle von anderen aus Selbsttheilung entstandenen und mit ihm aggregirten Keimchen aus. Es geht hier also sogar der geringe Vortheil einer Ungleichheit der Moleküle verloren, welche zu einer eigenthümlichen Gruppirung und Wechselbeziehung derselben innerhalb der Zelle führen könnte. Eine chemische Verschmelzung der einzelnen Keimchen zu einer autonomen Zelle ist, wie bereits gezeigt, dem Sinne der Pangenesis zuwider und würde überdies zu einem epigenetischen Vorgang führen, dem nicht leicht zelltheoretische Grenzen anzuweisen wären.

Völlig dunkel, trotz der Annahme so vieler eigenthümlichster und sonst unerhörter Bildungskräfte, bleibt auch für die Pangenesis das Associationsband, welches ursprünglich die einzelnen Zellen eines höheren Organismus zu dem vorliegenden, wunderbar verwickelten und centralisirten „Zellenstaate“ verbunden hat und nunmehr stets verbunden hält. Diesen Mangel theilt jedoch diese besondere Hypothese mit jeder anderen bisher erdachten Associationstheorie. Ueber dieses fundamentale Räthsel der Organisation hinaus hilft uns nur das Begreifen der chemischen Einheit des Gesammtorganismus.

Da jedoch das ausgebildete organische Wesen von dem Standpunkte der Darwin'schen Hypothese aus nur aus Vermehrungshäufchen der im Keimkörper befindlichen Keimchen besteht, so ist nicht im Geringsten einzusehen, wie solche durch rein physikalische Kräfte zusammengehaltene Konglomerate kleinster autonomer Bestandtheile die einheitlichen Leistungen des Gesammtorganismus zu bethätigen vermögen. Dies muss als etwas noch viel räthselhafteres angesehen werden, wie dasjenige, zu dessen Erklärung die auch sonst so unzureichenden Annahmen der Pangenesis erfunden worden sind.

Das schlagendste Armuthszeugniss giebt sich jedoch die Pangenesis, wenn sie sich der Täuschung überlässt, auch nur einigermassen in das Geheimniss de Reproduction eingedrungen zu sein.

In der That tritt uns dieses tiefe Geheimniss der Biologie völlig ungemindert in der Selbsttheilung der Keimchen entgegen. Um die reproduktive Vervielfältigung der vorliegenden Elementarorganismen zu erklären, wurde eine reproduktive Vervielfältigung anderer kleinster, sie zusammensetzender Elementarorganismen angenommen und damit das durchaus unberührte Räthsel der Zeugung einfach nur ins Unsichtbare verschoben.

Die Annahme, dass ein höherer Organismus aus einer Menge associirter autonomer Zellen besteht, führt unausweichlich zur Pangenesis. Demgemäss sagt auch Hensen in seiner „Physiologie der Zeugung“ p. 217: „Wollen wir eine Rechenschaft zu geben versuchen, so kommen wir für die individuelle Vererbung durch Sperma und Ei nothwendig auf eine Art von Pangenesis oder Panspermie hinaus.“

Nun ist es ein wissenschaftlicher Grundsatz obersten Ranges, dass, wenn die Folgerungen, welche sich nothwendig aus einer fundamentalen Annahme ergeben, zu unsinnigen Resultaten führen, jene ursprüngliche Annahme selbst falsch sein muss.

Ich überlasse es dem einsichtigen Leser, diesen allgemeinen Grundsatz auf unseren besonderen Fall hier anzuwenden.

Hempstead, Texas.

Erklärung der Figuren.

Fig. I. Epistylis auf steifem Stiel aufsitzend und ihre Wirbel schlagend. *a* Homogene Substanz. *b* Depurative Blase.

Fig. II. Epistylis vom Stiele losgewunden, freischwimmend, mit Essigsäure behandelt. *a* Der durch die Säure geronnene und granulirte „Kern".

Fig. III. Epistylis im Anfangsstadium der Theilung. *a* Die zusammengeballte homogene Substanz. *b* Ursprüngliche depurative Blase. $b_1 b_1$ Neu entstandene Bläschen.

Fig. IV. Vorgerückteres Stadium der Theilung. *a* Die auf den Grund gesunkene homogene Substanz. *b* Depurative Blase.

Fig. V. Weiter fortgeschrittene Theilung. Die Kernsubstanz ist nun ebenfalls in den Vorgang mit aufgenommen und bildet einen langgestreckten Cylinder *a*, den die Theilungsfurche von allen Seiten umgiebt.

Fig. VI. Erfolgte Theilung. *a* Homogene Substanz, welche mit ihrem oberen Ende das Wirbelorgan erreicht hat. *b* Depurative Blase.

Fig. VII. Colpoda cucullus im normalen Zustand. *a* Homogene Substanz. *b* Depurative Blase.

Fig. VIII. Dieselbe nach Anwendung von Essigsäure. Die homogene Substanz bildet nun einen scharfumschriebenen „Kern" *a*.

Fig. IX. Colpoda cucullus eingepuppt. *a* Homogene Substanz. *b* Depurative Blase.

Fig. X. Eingepuppte Colpoda in der Theilung begriffen, mit Essigsäure behandelt. Die homogene Substanz ist zu einem grobgranulirten „Kern" geworden *a*, den die Theilungsfurche umgiebt.

Fig. XI. Ein Exemplar nach vollzogener Theilung. *a* Homogene Substanz. $b_1 b$ Depurative Blasen.

Fig. XII. Paramaecium aurelia. Bei *a* sieht man die homogene Substanz durchschimmern. *b* Untere depurative Blase in der Nähe eines sich bildenden und eines auf den Grund gesunkenen Nahrungskügelchens. b_1 Depurative Blase in der Nähe der homogenen Substanz.

Fig. XIII. Ein durch Sauerstoffmangel desorganisirtes Exemplar. *a* Die dadurch geronnene und fein granulirte homogene Substanz. *bb*$_1$ Depurative Blasen, deren weitreichende Zufuhrkanäle sichtbar sind.

Fig. XIV. Ein sich theilendes Exemplar mit Essigsäure behandelt. *a* Der dadurch granulirte „Kern" mit der ihn umgebenden Theilungsfurche.

Fig. XV. Paramaecium aurelia mit dem durch Essigsäure entstandenen „Kern" *a*.

Fig. XVI. Der dunkelgranulirte „Kern" von Colpoda cucullus, wie er öfters nach Essigsäurebehandlung — im Gegensatz zum mehr homogenen „Kern" Fig. VIII *a* — zu sehen ist.

Fig. XVII. Epithelzelle mit nucleus und Nucleolus aus dem Darmkanal einer lebenden Mückenlarve.

Fig. XVIII. Der Kern einer Riesenamöbe.

Fig. XIX. Ein einziger stetig vorwärtsfliessender Protoplasmafortsatz, ein ovoides Moner bildend. *a* Die sich streckende hyaline Substanz, aus der granulirten Matrix entstehend. *b* Depurative Blase.

850 × vergrössert.

Von Colpoda cucullus und Paramaecium aurelia sind kleinere Exemplare des Raumes wegen gewählt.

Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola.

Von

Georg Ruschhaupt.

Zoologisches Institut zu Jena.

Hierzu Tafel XXII.

Trotz vieler Untersuchungen ist es immer noch nicht gelungen, den völligen Entwicklungsgang der Gregarinen aufzuklären. Wohl fehlt es nicht an Versuchen, diese und jene Erscheinungen in diesem und jenem Sinne zu deuten, aber wie wenig begründet diese mehr vermuteten Entwicklungsreihen sind, geht schon aus den abweichenden Resultaten hervor, zu denen die Forscher gekommen sind.

Die eingehendsten und ersten Untersuchungen wurden an den Gregarinen aus dem Hoden des Regenwurms angestellt. Zwar konnte man mit Sicherheit nachweisen, dass die schlauchförmigen, einzelligen Parasiten sich encystiren und in den kugeligen Cysten spindelförmige Sporen (Pseudonavicellen) entwickeln, aber wie aus letzteren wieder die Gregarinen hervorgehen, blieb verborgen. Man suchte nun nach andern Gregarinenwirten in der Hoffnung, hier vielleicht grade das leichter aufzufinden, was in der Entwicklung der lumbricinen Gregarinen dunkel geblieben war; allein vergebens. Vielleicht wäre die Lösung des Rätsels schon früher erfolgt, wenn man sich ganz speciell eine bestimmte Gregarine ausgewählt und an derselben eingehend eine ganze Zeit lang, womöglich Tag für Tag, die Beobachtungen angestellt hätte.

Zu meinen Untersuchungen wählte ich wieder den Lumbricus agricola, weil ich nämlich, abgesehen von der Leichtigkeit, mit welcher die Hoden desselben zu präpariren sind, den gröſsten Teil des Jahres hindurch diesen Wurm bekommen und meine Unter-

suchungen an einer ganz bestimmten Gregarinenspecies ununterbrochen vornehmen konnte. Die jüngeren Exemplare wurden nach W. Hoffmeister bestimmt, und nur die als Lumb. agricola festgestellte Species zur Untersuchung verwandt. Als optisches Hülfsmittel benutzte ich ein Mikroskop von C. Zeiss mit Okular: 2, 3, 4 und Objektiv: A, D, F, beziehungsweise den Vergrösserungen: 52, 230, 540; 71, 320, 745; 97, 435, 1010.

Literaturangabe.

Um mir eine ausführliche Literaturangabe über die Gregarinen zu ersparen, erlaube ich mir, auf eine solche in Dr. H. G. Bronn's „Klassen und Ordnungen des Tierreichs", I. Bd. Protozoa von Dr. O. Bütschli p. 498—501, hinzuweisen. Ausser diesem genannten Werke dienten mir zur näheren Information:

2. Kölliker, A., Beiträge zur Kenntnis niederer Tiere. I. „Ueber die Gattung Gregarina". Z. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848. p. 1—37. Taf. I—III.

3. Stein, Fr., Ueber die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848. p. 182—228.

4. Schmidt, Ad., Dr. med. (Frankfurt), Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen und deren Entwicklung. Abhandl. der Senckenberg. naturforsch. Gesellsch. I. 1854. p. 161—187. Taf. XIV.

5. Lieberkühn, N., Évolution des grégarines. Mém. cour. et mém. d. sav. étrang. Acad. de Belgique. T. XXVI. 1855. 46 pp. 11 Taf.

6. Lieberkühn, N., Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1865. p. 508—511.

7. van Beneden, E., Sur une nouv. espèce de Grégarine désignée sous le nom de Gregarina gigantea. Bull. Acad. roy. de Belg. 2. sér. T. XXVIII. 1869. p. 444—456. 1 Taf.

8. van Beneden, E., Recherches sur l'évolution des Grégarines. Bullet. Ac. roy. de Belg. 2. sér. T XXXI. 1871. p. 325—359. 1 Taf.

9. van Beneden, E., Sur la structure des Grégarines. Bullet. Ac. roy. de Belg. 2. sér. T. XXXIII 1872. p. 210—228. 1 Taf.

10. Schneider, Aimé, Contributions à l'histoire des Grég. d. invertebr. de Paris et Roscoff. Arch. de zool. expérimentale et générale. Tome X. 1875. p. 493—604. Taf. 16—22.

11. GABRIEL, B., Zur Entwicklungsgeschichte der Greg. Amtlicher Bericht der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in München 1877. p. 187.

12. GABRIEL, B., Ueber einige Umbildungen der Pseudonavicellen. Jahresbericht der schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur f. d. J. 1877. Breslau 1878, p. 68—72.

13. GABRIEL, B., Ueber primitives Protoplasma. Jahresber. d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Kultur f. d. J. 1878, Breslau 1879. p. 120—125.

14. GABRIEL, B., Zur Klassifikation der Gregarinen. Zool. Anzeiger III. 1880. p. 569—572.

15. BÜTSCHLI, O., Kleine Beiträge zur Kenntnis d. Gregarinen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XXXV. 1881. p. 384—409. Taf. XX—XXI.

16. NASSE, DIETR., Dr. med. Beitrag zur Anatomie der Tubificiden. Bonn 1882. p. 26—28.

17. SCHNEIDER, AIMÉ, Seconde contribution à l'étude des Grég. Arch. de Zool. expérim. T. X. 1882. p. 423—450 Taf. 13.

18. KLOSS, H., Ueber Parasiten in der Niere von HELIX. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. I. 1855. p. 189—213. Taf. XV—XVI.

19. STIEDA, L., Ueber die Psorospermien der Kaninchenleber und ihre Entwicklung. Arch. f. path. Anat. Bd. XXXII. 1865. p. 132—139. Taf. III.

20. WALDENBURG, L., Zur Entwicklungsgesch. d. Psorospermien. Arch. f. path. Anat. Bd. 40. 1867. p. 435—454.

21. ROLOFF, F., Ueber die sogenannten Psorospermienknoten in der Leber des Kaninchens. Arch. f. path. Anat. Bd. 43. 1868. p. 512—523. Taf. 15.

22. EIMER, TH., Ueber die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbeltiere. Würzburg 1870.

23. SCHNEIDER, AIMÉ, Note sur la psorospermie oviforme du poulpe. Arch. de zool. expérim. T. IV. 1875. p. XL—XLV.

24. SCHNEIDER, AIMÉ, Note sur les rapports des psorospermies oviformes aux véritables grég. Arch. de zool. expérim. T. IV. 1875. p. XLV—XLVIII.

25. LEUCKART, R., Die menschl. Parasiten etc. II. Aufl. 1. Bd. 1879.

26. SCHNEIDER, AIMÉ, Sur les psorospermies oviformes ou Coccidées, espèces nouvelles ou peu connues. Arch. zool. expérim. T. IX. 1881. p. 387—404. Pl. XXII.

27. Gabriel, B., Ueber die in der Harnblase des Hechtes sich findenden parasitischen Gebilde. Bericht d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. f. d. J. 1879. p. 26—33.

28. Bütschli, O., Zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881. p. 629—651. Taf. 31.

Da dieses Verzeichnis manches Unwichtige enthält, will ich auf diejenigen Nummern aufmerksam machen, welche im Allgemeinen das bieten, was zur schnelleren Information, zum Verständnis und zur Beurteilung des Folgenden wünschenswert erscheint:

I. O. Bütschli, Protozoa Bd. I.
II. „ No. 15.
III. Aimé Schneider, No. 10.
IV. „ No. 17.

Kurze Uebersicht über den jetzigen Stand der Gregarinen-Forschung.

Jetzt müssen wenige Worte genügen über das, was in der Entwicklung der Gregarinen als sicher feststehend zu betrachten ist, und das, was noch einer genaueren Untersuchung und Aufklärung bedarf.

Die schlauch- oder gurkenförmigen, ausgewachsenen Gregarinen lassen 2 Haupttypen erkennen: Die weniger beweglichen, zweikammerigen Polycystiden, welche häufig durch ein zur Anheftung dienendes Kopfstück ausgezeichnet sind, und die mehr beweglichen, einkammerigen Monocystiden. Die fein längsgestreifte Cuticula letzterer umschliesst ein weiches, helles Plasma. Dies ist bei erwachsenen Individuen höchstens mit Ausnahme des vorderen Poles, mit fettartigen, eigentümlich gelblichweiss durchscheinenden, länglich ovalen Körnchen erfüllt, welche wir kurz mit Gregarinenkörnchen bezeichnen wollen. Eine Abnahme der lebhaften Bewegungserscheinungen solcher mit Gregarinenkörnchen dicht erfüllten Tierchen und ein Zusammenziehen des langgestreckten Körpers zur ovalen und weiter zur kugeligen Form sind die allgemeinen Encystirungserscheinungen, welche der Sporenbildung immer vorausgehen. Die fertige Cyste zeigt sich uns als kugeliges, bewegungsloses, mit einer Doppelhülle umgebenes und mit

Gregarinenkörnchen dicht gefülltes, kernhaltiges Gebilde. Neben diesen einfachen Cysten bemerken wir zuweilen Doppelcysten, wenngleich doch niemals eine Kopulation unter den Monocystiden des Regenwurms beobachtet worden ist. Sind diese Doppelcysten nun dennoch das Resultat einer Kopulation, oder sind sie etwa durch Teilung einfacher Cysten entstanden? Einige Zeit nach der Encystirung bemerkt man eine peripherische Aufhellung des körnchenreichen Inhaltes und daselbst ein Hervorsprossen von kleinen, kugeligen Gebilden an der Oberfläche der centralen Körnermasse, welche die peripherische Zone bald erfüllen. Es sind dies die Sporoblasten, welche durch Umwandlung ihrer rundlichen Form in die länglich ovale, spindelförmige unter Ausscheidung einer Schale die Sporen bilden. Der körnige, unverbrauchte Rest in der Cyste, welcher häufig eine Anzahl zusammenhängender, kugeliger Gebilde, häufig eine einzige grosse Kugel darstellt und eine Reihe von Vakuolen aufweist, soll nach Bütschli (vgl. Sporozoa p. 541) keine weitere Bedeutung mehr haben. Bei diesem Sporulationsakte ist es aber noch durchaus fraglich, ob die Sporoblasten peripherisch durch Hervorsprossen gebildet werden, und ob denn wirklich die unverbrauchte, körnige Masse jede Bedeutung verloren hat.

Die Spore, das vorläufige Endresultat der Vermehrung, zeigt uns in der festen, spindelförmigen, mit Polknöpfchen versehenen Schale einen Inhalt, der die ganze Aufmerksamkeit der heutigen Gregarinenforscher in Anspruch genommen hat. Es sind dies die von Aimé Schneider sogenannten Sichelkörper, corpusculi falciformes. Dieselben, gewöhnlich 4—8, lassen zwischen sich, in der Mitte der Spore, seltener excentrisch, eine sehr feinkörnige Masse erkennen, die sogenannte „Rückstandsmasse" oder nucléus de relicat Aimé Schneiders. Die Sichelkörper, welche man am passendsten mit den Gregarinenkörnchen selbst vergleichen könnte, zeichnen sich durch eine länglich ovale Gestalt und ein vollkommen honogenes, grünlich weiss durchscheinendes Protoplasma aus. Eine eigentliche Hülle liess sich an ihnen selbst bei sehr starker Vergröfserung nicht erkennen.

Während die älteren Forscher, welche die Sichelkeime entweder übersahen oder ihnen keine Bedeutung beilegten, sich vergeblich bemühten, die Entwicklung der Gregarinen aus den Sporen zu erkennen, vermutet Aimé Schneider hier eine doppelte Vermehrungsweise. Es sollen nämlich nach Analogie der Coccidien, den nächsten Verwandten der Monocystiden, aus den Sichelkörpern erst die Gregarinen hervorwachsen. Leider ist das Resultat der

sehr emsigen, mehrjährigen Bemühungen SCHNEIDERS in diesem Hauptpunkte bis jetzt noch wenig befriedigend. Dasselbe lässt sich dahin kurz zusammenfassen, dass er glaubt, in den Sichelkörpern verschiedener Sporen einen Kern nachgewiesen zu haben. Für die Sichelkörper der Regenwurmgregarinen glaubt BÜTSCHLI (s. No. 15) dasselbe festgestellt zu haben, so dass er einen solchen, jedenfalls sehr interessanten Entwicklungsgang nicht für unmöglich hält.

Daraus dürften sich nun etwa folgende 4 Fragen ergeben:

I. Haben die Sichelkörper die Bedeutung von Fortpflanzungskeimen?

II. Wie und als was werden in dem Falle die Sichelkörper selbständig?

III. Welche Bedeutung haben dieselben, wenn sie als Fortpflanzungskeime keine Geltung behalten?

IV. Wie geht eventuell aus der Spore die Gregarine hervor?

Die Monocystis des Regenwurms, welche nach BÜTSCHLI in einem Falle (s. No. 15) Sichelkörper mit Kern gezeigt haben soll, erscheint mir gerade durch diesen Umstand für die Untersuchung und endgültige Lösung des Rätsels besonders wertvoll und wird bei eingehendem, nachhaltigen Studium hoffentlich die Antwort auf obige Fragen nicht schuldig bleiben.

Uebersicht über die verschiedenen Species der lumbricinen Gregarinen.

Bei dieser Uebersicht, welche ich der Zweckmäſsigkeit halber am besten vorausschicke, um später darauf zurückgreifen zu können, werde ich das, was ich als neu erkannt zu haben glaube, einflechten, um mich so kurz wie möglich zu fassen.

I. Zygocystis cometa (s. BÜTSCHLI, Protozoa Taf. XXXIV. Fig. 1 *a*, *b*). Diese ist die einzige Monocystide des Regenwurmes, welche stets zu zweien, selten zu dreien kopuliert gefunden wird. Im Lumbr. agricola ist sie sehr selten und nur einmal in demselben angetroffen worden, häufiger soll sie dagegen in L. rubellus sich finden.

II. Monocystis magna (s. BÜTSCHLI, Protozoa XXXIII. Fig. 1 *a*, *b*). Diese grösste von allen lumbricinen Gregarinen zeigt einen sehr lang gestreckten Körper mit grossem, fast ovalen Kern und einer Kutikula, welche eine feine, über den ganzen Körper

parallel verlaufende Längsstreifung erkennen lässt. An dem vorderen Pol, mit dem sie immer unter normalen Verhältnissen in eine Pokalzelle des Trichterepithels im Testiculus eingesenkt erscheint, bemerkt man deutlich eine Längsrippung. Erst kurz vor der Encystirung fällt sie ab (s. Näheres No. 4. p. 168—169).

III. Mon. cristata (AD. SCHMIDT). In der Mitte des Vorderpoles sehen wir einen kleinen, buckelartigen Vorsprung, welcher von einem Haarschopf kranzartig umgeben wird. Die Kranzhärchen scheinen aus der subkutikularen Schicht zu entspringen und treten am Rande des Vorderpoles dort hervor, wo wir die Kutikularstreifung plötzlich aufhören sehen (vgl. Fig. 1). Während sie HENLE in MÜLLERS Arch. 1845, Taf. XIII. 3, als haarartige Gebilde andeutet, beschreibt sie AD. SCHMIDT als ein „Bündel kurzer, länglicher, oben abgerundeter Fortsätze", welche in Wasser anschwellen sollen (s. No. 4. Taf. XIV. 13, 14). Ich untersuchte sie in physiologischer Flüssigkeit ($\frac{1}{2}$ % Chlornatr.), in welcher sich die Gregarinen am längsten lebensfähig zeigten, und welche deshalb durchweg von mir benutzt wurde. Hier bemerkte ich folgende interessante Erscheinung: Die Fädchen, welche sich gleichsam als eine Kette von hintereinander gereihten, feinen Körnchen, zusammengehalten durch ein zähes Plasma, darstellten, schwollen an der Spitze kugelig an. In demselben Masse, wie diese Schwellkügelchen sich vergrössernd die eigene Fadenmasse in sich aufnahmen, in dem Masse verkürzten sich natürlich auch ihre Fäden, so dass sie schliesslich das Aussehen hatten, wie AD. SCHMIDT es oben beschreibt. Nach einigen Minuten aber bemerkte ich, wie die Kügelchen, immer kleiner werdend, sich wieder vom Polrande entfernten, und die Fäden wieder ganz ausgezogen wurden. In einigen Fällen sah ich diese sehr feinen und dichten Härchen sich an amöboide Zellen anlagern. Ob sie aber in diese eindringen, um gleichsam als Haustorien die Nahrungsaufnahme zu besorgen, kann ich nicht behaupten, sondern nur vermuten, da mir diese pseudopodienartigen Härchen zu fein als Haftapparat erscheinen. Zudem fand ich eine ganz junge, freie, körnchenlose, sehr bewegliche M. cristata schon mit diesem Haarschopf versehen (vgl. Fig. 2. *a* u. *b*). Die sehr lebhafte Körnchenströmung im Innern dieser Species, welche immer von einem Pol zum andern und zwar nur in der Richtung der geraden Hauptaxe erfolgt, zieht den runden Kern gewöhnlich mit in die Bewegung hinein.

IV. Mon. porrecta (AD. SCHMIDT), so genannt nach der walzenförmig langgestreckten Gestalt. Diese im erwachsenen Zu-

stande wie alle Gregarinen mit länglich ovalen fettartigen Körnchen erfüllte Monocystide ist durch einen ovalen Kern ausgezeichnet. Vorder- und Hinterpol sind wie bei Mon. magna einfach abgerundet, während das Hinterende von Mon. cristata in eine buckelartige Polspitze ausläuft. In der Mitte des Vorderpoles hat M. porrecta ebenfalls wie M. cristata einen Buckel, bis an welchen aber die Kutikularstreifen unmittelbar heranlaufen (vgl. Fig. 3 4, u. 5.). Unterhalb der letzteren fand ich in dem sogenannten Sarkocyt an dem meist körnchenfreien Vorderpole eine äusserst feine Fibrillarstreifung, welche ringartig um den Körper verläuft (vgl. Fig. 3 u. 4). Verfolgt man diese Ringfibrillen durch immer tieferes Einstellen von oben her bis zur mittleren Einstellung, so bemerkt man auf dem optischen Längsschnitte in der Mitte des Sarkocyts die Querschnitte der Fibrillen als eine Reihe von Pünktchen. Dieselben sind auch dort zu erkennen, wo die Querstreifung wegen des körnigen Inhaltes der Gregarine nicht zur Wahrnehmung gelangt. Eine solche Fibrillenschicht ist auch von Aimé Schneider bei mehreren Polycystiden und bei einer Monocystide (Gamocystis) nachgewiesen worden. Bei dieser M. porrecta begegnen wir ferner zum ersten Mal jenem eigentümlichen Haarkleide, welches von Ad. Schmidt richtig als Spermatozoenkleid gedeutet wurde (vgl. Fig. 5). Sowohl bei dieser wie bei den noch folgenden Species fand ich die jüngsten Gregarinen immer mit einem solchen Kleide verkümmerter Samenfäden bedeckt. In einer solchen Spermamutterzelle wächst also die M. porrecta als entocellularer Schmarotzer zur völligen Reife heran und zeigt hier dieselben Lebenserscheinungen wie die frei gewordene Gregarine, nämlich dasselbe Vor- und Rückwärtsströmen des körnigen Inhaltes. Allmählich wächst die Gregarine so weit heran, dass sie die Spermamutterzelle vollkommen ausfüllt. Dabei wird nicht allein der Inhalt der Mutterzelle, sondern auch nach und nach das Plasma der jungen Spermatozoen von der Gregarine resorbirt, wodurch die Samenfäden immer mehr bis zum Verschwinden verkümmern. In diesem Stadium wird das Spermatozoenkleid bisweilen durch Hervorstrecken des Polbuckels gesprengt, wie ich zu beobachten Gelegenheit hatte. Dadurch dass dies Kleid nach hinten abgleitet, wird die Gregarine vollends frei.

Häufig aber unterbleibt diese Sprengung, sodass die Gregarine innerhalb der Zelle zu encystiren gezwungen ist. An dem Haarkleid fiel mir auf, dass mit dem Heranwachsen der Gregarine der Spermatozoenbesatz am vorderen Pol immer mehr verschwindet.

Während man nämlich vorn, ganz an der Spitze, nur noch eine ganz feine, dünne Membran über den Polbuckel gespannt sieht, bemerkt man seitlich davon nach dem Polrande hin und darüber hinaus noch die Rudimente und Ansatzstellen der Samenfäden, die weiter nach hinten immer deutlicher werden. Dasselbe finden wir noch schöner bei der folgenden, nahe verwandten Mon. cuneiformis (n. sp.) (vgl. Fig. 7). Bei jungen Individuen fehlt diese Erscheinung. Ob dieselbe auf einem stärkeren Resorbtionsvermögen an dem Vorderpole der Gregarine, wie man nach Analogie der Mon. magna vermuten könnte, oder auf der eigentümlichen Stossbewegung des Tieres in der Richtung der Hauptaxe nach diesem Pole hin beruht, wage ich nicht zu entscheiden.

V. Mon. cuneiformis (n. Sp.). Dieselbe stimmt im wesentlichen, namentlich in den Lebenserscheinungen und dem Spermatozoenschwund an dem Pole mit M. porrecta überein. Sie zeigt aber folgende Abweichungen (vgl. Fig. 6): Der Kern ist rund, die Form nicht so lang gestreckt, vorn dicker, nach hinten sich keilförmig verjüngend.

Der vordere Polbuckel kann weit stärker, fast rüsselförmig vorgestreckt werden (vgl. Fig. 7). Dass das Spermatozoenkleid gewöhnlich schon vor der völligen Encystirungsreife gesprengt wird, findet jedenfalls darin seine Erklärung.

Die Körpergestalt ist weniger gerade gestreckt, mehr gekrümmt, wenigstens bei älteren Exemplaren. Auf Grund dieser Abweichungen glaubte ich sie von M. porrecta trennen zu müssen.

VI. Mon. agilis (Stein.). Diese mit einem grossen, runden Kern versehene, am häufigsten vorkommende Gregarine zeigt im erwachsenen, ruhenden Zustande einen nach vorn und hinten spitz auslaufenden, in der Mitte durch stärkere Körnchenansammlung aufgetriebenen, meist bogenförmig gekrümmten Körper. Das ganz besonders Charakteristische dieser Form besteht in einer haken- oder knieförmigen Umbiegung des vorderen Poles nach der konkaven Körperseite hin. Ausserdem wird die sonst deutliche Kutikularstreifung kurz vor dem Knie immer feiner und verschwindet am Knie selbst vollständig. Anders bei M. porrecta, wo sie doch ganz bis an den Polbuckel herantritt, um hier plötzlich aufzuhören (vgl. Fig. 8).

Das Plasma dieses Vorderendes muss jedenfalls wie bei M. porrecta und cuneiformis weit zäher und fester sein, als das des übrigen Körpers, weil bei der bekannten lebhaften Körnchenströmung die Körnchen fast nie bis in die Spitze dringen, während

dies bei dem Hinterende der Fall ist. Im Jugendzustande ist M. agilis stets mit Spermatozoenkleid bedeckt, erlangt aber schon ziemlich früh ihre Freiheit, weil sie durch ihr starkes Bewegungsvermögen im Stande ist, dasselbe zu sprengen. Bald lässt sie nämlich zu dem Zwecke fast ihre ganze Körnermasse in das hintere Ende fliessen, um hier durch übermässige kugelige Auftreibung die Zelle zum Platzen zu bringen, bald streckt sie das häufig umgeschlagene hintere Ende plötzlich auf einen Ruck gerade aus, um so die Hülle zu zerreissen. Nur selten findet man ein völlig encystirungsreifes Tier noch mit Spermatozoenkleid.

VII. Mon. minuta (n. Sp.) (s. No. 4 Taf. XIV). Diese äusserst interessante Form, welche sich ziemlich selten im Hoden des L. agricola findet, habe ich bis jetzt noch nicht beschrieben gefunden. Eine derselben wahrscheinlich zukommende Cyste von ovaler Form hat Lieberkühn (s. No. 5) in seinem Index als apparement l'oeuf de la plus grande espèce de nématode de Lombrik (s. No. 5 Pl. VIII, 2) und eine ganz junge Gregarine dieser Species als Amibe avec des grains de Grégarine oblongs (s. No. 5 Pl. V, 26) angeführt. Wir sehen schon, dass wir es hier mit einer amöboiden, durch eine besondere Cystenform ausgezeichneten Gregarine zu thun haben werden. Wie die vorhergehenden Species lebt sie in Spermatozoenmutterzellen und zwar bis zur völligen Encystirungsreife. Als kleinste Form von allen Monocystiden des L. agricola schien mir obige Benennung gerechtfertigt.

Ihre Form lässt sich passend mit einer Glaskuppel für unsere Goldfische vergleichen; denn nur der Vorderpol ist hier bestimmt differenzirt und hebt sich kopfartig von dem kugeligen Körper empor. Eine feine Kutikularstreifung lässt sich deutlich erkennen; diese tritt am Rande des Kopfes auf, verläuft über den kurzen dicken Hals und verschwindet dort, wo derselbe in das kugelige Rumpfstück übergeht (vgl. Fig. 9). Wie bei cuneiformis kann das Kopfstück, welches fast frei von Gregarinenkörnchen gefunden wird, vorgestreckt und zurückgezogen werden. Sobald die Gregarine nach erlangter Reife durch energisches Vorstrecken desselben die Zelle gesprengt und ihre Reife erlangt hat, zieht sich das Kopfstück zur Encystirung auf den kugeligen Körper zurück (vgl. Fig. 10). Neben dieser mehr einseitigen Bewegung nehmen wir an dem Tiere während seines Zellenlebens noch eine andere, eine Art undulirender, amöboider Bewegung wahr: Das Kopfstück neigt sich nach einer Seite, unmittelbar daneben entsteht eine Hervorwölbung der Körperoberfläche, welche gleich wieder ver-

schwindet, um daneben sofort wieder aufzutreten. Diese Bewegung ist vergleichbar mit einer Wellenbewegung; denn vom Pole ausgehend nach der Richtung, wohin sich derselbe geneigt hat, kann dieselbe um die ganze Körperperipherie fortschreiten. Dadurch verschiebt sich der körnige Inhalt kreisend in derselben Richtung, sodass nach kurzer Zeit der Pol gerade an der entgegengesetzten Seite liegen kann. Zuweilen tritt ein Wechsel der Bewegung ein, und dieselbe amöboide, undulirende Bewegung verläuft in umgekehrter Richtung. Dass die Oberfläche der Spermamutterzelle durch diese kreisende Bewegung sehr in Mitleidenschaft gezogen wird, ersieht man daraus, dass sie durch die Reibung den Spermatozoenbesatz verliert. Oft findet man nur noch hie und da oder auch nur noch an einer Stelle denselben erhalten (vgl. Fig. 9). Je jünger die Gregarine, oder je weniger dieselbe noch die Zelle ausfüllt, desto vollkommener ist der Besatz.

Encystirungserscheinungen.

Es ist schon mehrfach bei den Gregarinen, namentlich an den Polycystiden und in einigen Fällen auch an den Monocystiden eine der Encystirung vorausgehende Copulation beobachtet worden. Die von mir öfters gerade in der Encystirung betroffenen Monocystiden des L. agricola encystirten stets solitär in der bekannten Weise. Der mit Körnchen dicht erfüllte Körper zieht sich kugelig zusammen, wobei das Kopf- und Schwanzende und ebenso der Haarschopf der Mon. cristata eingezogen werden. Die Kutikula der Gregarine bildet die äussere Hülle der Cyste, während das subkutikulare Sarcocyt eine zweite innere Hülle darstellt. Dabei kann man bemerken, dass die kutikularen Differenzirungen am Vorderpol in dem Masse undeutlich werden und verschwinden, wie die Gestalt aus der ovalen in die kugelige Form übergeht. Einige etwas abweichende Encystirungserscheinungen müssen uns noch einen Augenblick in Anspruch nehmen, welche die Teilung von encystirenden Gregarinen und die zuweilen vorkommende Doppelcystenbildung betreffen. Letztere kann nämlich schwerlich auf der Kopulation zweier Individuen beruhen, da eine solche hier ausser bei Zygocystis cometa niemals beobachtet worden ist, und Zygocystis cometa selbst hier nur einmal angetroffen sein soll.

Wie schon erwähnt, erlangen M. porrecta häufig und cuneiformis zuweilen innerhalb der Spermamutterzellen ihre völlige Encystirungsreife. Ihr Bewegungsvermögen nimmt immer mehr ab, sodass sie schliesslich ganz die Fähigkeit verlieren, die Zelle zu

sprengen und sich ganz frei zu machen. An einer oder auch zuweilen an zwei Stellen einer solchen Gregarine sehen wir dieselbe sich ringförmig einschnüren, bis die Hüllen vollständig kollabiren. Zugleich ziehen sich ihre Körnchenmassen zu zwei, respektive drei Kugeln zusammen, welche nur noch durch die gemeinsame Gregarinenhaut zusammengehalten werden (vgl. Fig. 13 und 15). Indem sich dieser Zusammenhang löst, werden die mit Spermatozoen bedeckten Einzelkugeln frei und zeigen sich uns von andern Cysten in keiner Weise verschieden. Der Spermatozoenbesatz einer solchen Teilcyste verkümmert bald bis zur Unkenntlichkeit, sodass die Cyste ausserhalb der Kutikula wie von einer dickeren, granulirten Hülle umgeben erscheint, die jedoch später von selbst abblättert.

Während es hier zu einer wirklichen Teilung der encystirungsreifen, langgestreckten Gregarine kommt, und völlige Trennung erfolgt, bleiben im folgenden Falle beide Teilstücke an einander haften, sodass man glaubt, das Produkt einer Kopulation vor sich zu haben, wenn man den Prozess nicht von Anfang an verfolgt hat. Wir sahen nämlich, wie am Vorderpol das Spermatozoenkleid einer M. porrecta durchbrochen ward und etwa die vordere Hälfte der Gregarine daraus kugelig hervorquoll. Und zwar war dieselbe von einer Hülle umgeben, welche sich deutlich als die direkte Fortsetzung der eigentlichen Gregarinenkutikula erkennen liess (vgl. Fig. 14 u. 17). Alsbald hörte diese Ausquellungserscheinung auf, und wir konnten bald darauf an der Durchbruchsstelle, wo sich der kugelige Teil wie durch eine starke Einschnürung von dem anderen Körperteile absetzte, das allmähliche Auftreten einer hellen Scheidewand konstatiren. Dadurch wurden beide Hälften vollkommen von einander abgegrenzt. Diese Scheidewand erschien auf dem optischen Längsschnitte als eine direkte Verbindung zwischen den beiden seitlichen Sarkozytschichten. Als nach einiger Zeit das Spermakleid nach hinten abgleitend die zweite Körperhälfte frei gab, zog sich diese dabei ebenfalls kugelig zusammen. Während nun die gemeinsame Kutikula nach der völligen Aneinanderlagerung der beiden Kugeln an der Einschnürungsstelle wieder allmählich auseinanderzuweichen strebte, falteten sich die beiden benachbarten Sarkocytschichten der beiden Kammern zu einer gemeinsammen Lamelle zusammen. Sie bildeten auf diese Weise mit der obigen Scheidewand gleichsam einen Verschlag, der beide Kammern von einander trennte (vgl. Fig. 17).

Häufig kommt es vor, dass die erste hervorquellende, kugelige

Hälfte sich als Teilcyste vollkommen loslöst, wogegen der andere, mit Haarkleid versehene Teil sich ebenfalls abrundet und encystirt (vgl. Fig. 16). Abweichend von der gewöhnlich runden Cystenform der bekannten Gregarinen zeichnet sich Mon. minuta durch eine ovale Cyste aus. Sobald nämlich nach erlangter Freiheit der Kopfteil sich auf den kugeligen Körper zurückgezogen hat, nimmt dieser die charakteristische Cystenform an (vgl. Fig. 10); (s. No. 5 Pl. VII, 2). Die von A. Schneider (s. No. 26 p. 394, Pl. XXII Fig. 23) beschriebene Cyclospora aus der Abteilung der Coccidien hat mit M. minuta ausser derselben ovalen Cystenform das gemeinsam, dass der körnige Inhalt an beiden Polen sich von der Kutikula loslöst und nach der Mitte hin zu einem kürzeren Oval zusammenzieht (Fig. 11).

Sporenbildung.

Wenden wir uns jetzt zur Bildung der Sporen, welche nach dem Urteil Bütschlis (s. No. 1, 529) „trotz zahlreicher, einschlägiger Untersuchungen noch so viel des Unklaren darbietet, dass es schwer fällt, davon ein kurzes, präzises Bild zu entwerfen". Schon längst hatte sich mir die Ueberzeugung aufgedrängt, dass der „wahrscheinliche Sporulationsverlauf", wie ihn Bütschli in seinen Sporozoa p. 541 sich vorstellt, nicht richtig sein könne, weil direkte Beobachtungen jenem Verlauf widersprachen, bis ich endlich am 9. August durch direkte Beobachtung des ersten Anfanges der Sporulation Gewissheit erlangte. In der Hodenanlage eines jungen L. agricola fand ich nämlich sieben der M. magna angehörige Cysten. Während drei von ihnen noch in der Encystirung begriffen waren und sich erst kugelig zusammenzogen, hatte bei den anderen die Sporulation zum Teil schon begonnen. So zeigte eine überaus grosse Cyste schon in der aufgehellten peripherischen Randzone eine bedeutende Menge von Sporoblasten, während das Centrum von einer kugeligen, vakuolösen Körnchenmasse eingenommen wurde. Durch ganz leichten Druck sprengte ich diese Cyste, um den herausfliessenden Inhalt, namentlich die sehr schönen, grossen Sporoblasten, genauer auf ihre Elemente untersuchen zu können. Ihre leicht ovale Form mit reichlichem körnigen Inhalt wies noch keine eigentliche Hülle auf. Neben einer feinen Granulation, namentlich am Rande, fanden sich alle Uebergänge von dieser bis zu den grössten Gregarinenkörnchen, welche neben der vorwiegend länglich ovalen Form auch etwas

unregelmässige, bald hantel-, brödchen-, eiförmige, bald kugelige Gestalt erkennen liessen (vgl. Fig. 27 und 28). Kurz, es stimmten die gröberen Elemente der Sporoblasten mit denen der körnigen Rückstandsmasse im Centrum der Cyste vollkommen überein.

Während ich dies skizzirte, sah ich an einer anderen rundlichen Cyste eine höchst bedeutsame Erscheinung. Um den sehr grossen Kern mit deutlichem Nucleolus und einigen scheinbaren Vakuolen verlief eine klare helle Zone, deren Dicke ungefähr durchschnittlich die Hälfte des Kerndurchmessers betrug (vgl. Fig. 29). An einer Stelle, welche seitlich an diese Zone angrenzte, machte sich eine sehr auffällige Veränderung der körnigen Masse bemerkbar. Statt der grossen, grünlich durchscheinenden Gregarinenkörnchen fand sich dort auf dem ersten Anschein nur feine Granulation, entsprechend den feineren Elementen der eben beschriebenen Sporoblasten. Als ich nun genauer mein Augenmerk darauf richtete, sah ich, wie aus der umgebenden grobkörnigen Masse, welche sich scharf gegen die feinkörnige Masse absetzte, feine Körnchen hervortraten, um die feinkörnige Masse zu vermehren. Dabei wurden am Rande ab und zu grobkörnige Elemente mit hineingezogen. Nach etwa einer Stunde hatte sich die feinkörnige Masse um das dreifache Volumen vermehrt. Auf meiner Zeichnung hatte ich den jetzigen Zustand durch eine Linie mit der Ziffer 1 bezeichnet (vgl. Fig. 29). Nach zwei Stunden, während welcher das in physiologischer und periviseeraler Flüssigkeit eingebettete Präparat über Wasser gesetzt wurde, um es vor Verdunstung und Druck zu schützen, musste auf meiner Zeichnung die Grenze wieder weiter vorgeschoben werden bis zu einer mit 2 bezeichneten Linie. Während dieser Zeit waren in dem mit Linie 1 umschriebenen Raume Veränderungen vor sich gegangen, welche es ausser Zweifel setzten, dass ich hier den eigentlichen Sporulationsherd aufgefunden hatte. Ich bemerkte dort nämlich acht Sporoblasten von annähernd ovaler Form. Bei zweien von ihnen, welche der hellen Zone am nächsten lagen, konnte ich schon die Identität mit den oben beschriebenen Sporoblasten nachweisen; denn sie stimmten mit ihnen sowohl in den gröberen Elementen, wie vorwiegend in der feineren Körnchenmasse überein. Indem ich bemüht war, diese Verhältnisse mir möglichst genau aufzuzeichnen, hatte sich der Sporulationsherd schon wieder erweitert. Der Kern, den ich zu Anfang meiner Beobachtung möglichst deutlich und genau gezeichnet hatte, schien mir zum Schluss nicht mehr der Zeichnung zu entsprechen, sondern vakuolöser geworden zu sein. Auf die Umbildung der Sporo-

blasten zu Sporen muss ich später eingehend zurückkommen, will aber hier noch bemerken, dass die aus den Sporoblasten unter Ausscheidung einer Schale entstehenden Sporen nicht gleich an den Polen jene knöpfchenartigen Verdickungen zeigen, sondern dass es noch ein Zwischenstadium giebt, wo letztere fehlen und die Pole ziemlich stumpf abgerundet erscheinen (vgl. Fig. 22 *a* u. *b*).

Doch kehren wir jetzt zur Sporoblastenbildung selbst zurück. Sobald eine grosse Anzahl von Sporoblasten im Inneren der körnigen Cystenmasse gebildet worden ist, werden sie wahrscheinlich dadurch, dass das körnige Plasma sich nach dem Centrum hin zu konzentriren strebt, veranlasst, nach der Peripherie hin auszuscheiden. Ich sah nämlich in einem Falle, wie an mehreren Stellen ein Sporoblast nach dem andern hervorquoll, und immer der nachfolgende den vorhergehenden zur Seite schob, bis die ganze Peripherie der Cyste mit einer solchen Schicht bedeckt war. Dasselbe Präparat, eine Nacht über Wasser aufbewahrt, zeigte am anderen Tage fast die doppelte Menge von Sporoblasten, während der körnige Restballen in dem Masse kleiner geworden war und im Inneren einige vakuolenartige Räume zeigte, in denen die Gregarinenkörnchen fehlten (vgl. Fig. 19).

Gegen eine Entstehung der Sporoblasten durch Sprossung an der Peripherie der Cyste spricht demnach zunächst die direkte Beobachtung an der Cyste von Mon. magna, wo dieselben in der Nähe des Kernes gebildet wurden; ferner das Hervortreten derselben an bestimmten Stellen der Peripherie, und schliesslich vor allen Dingen das Vorhandensein von Vakuolen, die nichts anderes sein können als Sporulationsherde, deren Inhalt nach aussen getreten ist, und welche niemals vor der Sporoblastenbildung auftreten. Das Vorhandensein verschiedener Vakuolen in der Rückstandsmasse könnte die Vermutung nahe legen, dass die Bildung von Sporoblasten an verschiedenen Stellen unabhängig von einander vor sich gehen könne. Allein bei genauer Beobachtung und geschickter Einstellung des Mikroskops kann man erkennen, dass dieselben wie durch offene Thüren verbundene Kammern mit einander zusammenhängen. Dadurch dass die Vakuolen in Folge der Kontraktion des körnigen Plasmas verschwinden, entstehen an der Oberfläche der Rückstandskugel jene eigentümlichen „Furchungskugeln", welche jedenfalls als Sporulation durch fortgesetzte Teilung gedeutet worden sind (vgl. Bütschli's Sporozoa 540. pag.); (vgl. Fig. 20). Dieselben stellen eine kugelige Agglomeration dar, bei

welcher die Einzelkugeln unter einander nach dem Centrum hin in innigem Zusammenhang stehen.

Das Schicksal des körnigen Restballens der Cyste.

Wenn Schneider und Bütschli annehmen, dafs die „Reste der ursprünglichen Gregarinenkörper keine weitere Bedeutung" haben, so kann dies für die Monocystiden des Lumbricus keine Geltung haben, da ich niemals, so weit ich mich erinnere, bei der ungeheuer grofsen Anzahl der Cysten mit reifen Sporen eine Rückstandsmasse bemerkt habe. Aufserdem gab eine am 27. Mai beobachtete höchst dankbare Cyste über das weitere Schicksal der körnigen Masse Aufklärung (vgl. Fig. 21).

Die Mitte dieser Cyste wurde von einer ungefähr $\frac{1}{4}$ ihres Volumens betragenden Rückstandskugel eingenommen, welche mehrere Vakuolen erkennen liess. Auf der Peripherie derselben breitete sich eine einfache Lage von runden Sporoblasten aus, während die helle peripherische Zone zwischen ihnen und der Cystenhülle von Sporen verschiedenen Alters ausgefüllt wurde. Die jedenfalls älteren von ihnen mit differenzirtem Polknöpfchen lagen fast alle der Cystenhülle an (vgl. Fig. 22 *c*), während sich in der Nähe der Sporoblastenschicht solche fanden, welche wir als ein Zwischenstadium zwischen Sporoblasten und Sporen betrachten müssen (vgl. Fig. 22 *a* und *b*). Wenn wir nun mit gutem Grund aus der dreifach verschiedenen Form dieser Sporulationsprodukte und ihrer verschiedenen Schichtungsfolge auf eine verschiedene Zeitfolge in der Entstehung dieser Schichten schliefsen dürfen, so mufs sich „die zum allgemeinen Untergang bestimmte Masse" nach dem ersten Sporulationsakt noch 2 mal fruchtbar gezeigt haben. Wahrscheinlich findet sie ihren wohlverdienten Untergang dadurch, dass sie ihre ganze Masse zur Bildung von Sporen opfert. Aimé Schneider liefs die kugelige Rückstandsmasse 14 Tage lang in Wasser liegen, ohne eine weitere Veränderung als ihre schliefsliche Auflösung wahrzunehmen. Daraus jedoch zu folgern, dafs dieselbe für die Fortpflanzung keine weitere Bedeutung mehr haben könne, scheint mir etwas gewagt, zumal bei der starken chemischen Einwirkung des einfachen destillirten Wassers auf sämmtliche Gregarinenprodukte, höchstens mit Ausnahme der reifen Sporen.

Dafs die Umbildung des körnigen Cysteninhaltes zu Sporoblasten in manchen Cysten schneller erfolgt als z. B. in der eben beschriebenen, läfst eine grofse Cyste (vgl. Fig. 23) vermuten, die uns in der Mitte nur noch eine ganz geringe Rückstandsmasse

mit einer zentralen Vakuole und im übrigen fast lauter gleichgebildete, runde Sporoblasten zeigt. Die Umbildung der Sporoblasten zu Sporen findet zuweilen schon im Innern der körnigen Masse statt, darauf werden sie erst in die peripherische Zone abgegeben, wie ich mehrmals zu beobachten Gelegenheit hatte und auf meiner Zeichnung durch Pfeilchen angedeutet habe (vgl. Fig. 24). Vorher kann man sie häufig dort, wo sie nahe an der Oberfläche liegen, durchschimmern sehen. Bütschli und Schneider berichten von Clepsidrina blattarum, dass nach der Verschmelzung der beiden Gregarinen eine Wanderung der Spore aus der peripherischen Schicht nach der Mitte hin stattfände. Erklärlich erscheint schon eine solche Wanderung, wenn man bedenkt, dafs die freien Enden der Sporodukte, welche schon diese polycystide Gregarine, ganz abgesehen von ihrer höchst bedeutsamen Eigenschaft zu kopuliren, gewifs als eine sehr hoch differenzirte charakterisiren, zur Sporenaufnahme bis fast in die Mitte der Cyste hineinragen, um von hieraus nach aussen hervorgespült zu werden. Jedenfalls aber hat dies für unsere Monocystiden keine Geltung.

Makrosporen und Mikrosporen.

Bevor ich mich nun zu der folgenden Hauptfrage nach der Bedeutung der sogenannten Sichelkörper in den Sporen wende, muss ich noch über die abweichenden Grössenverhältnisse der Sporen einiges bemerken, da über diesen Punkt bei den verschiedenen Forschern sehr abweichende Meinungen laut geworden sind. Innerhalb derselben Einzelcyste finden sich die Sporen, abgesehen von Mifsbildungen, durchweg von ein und derselben Form und Gröfse, bald Cysten mit nur grofsen, bald mit mittelgrofsen, bald solche mit nur kleineren Sporen, welche kaum ¼ so grofs wie die ersteren sind. Dafs diese verschieden grofsen Sporen verschiedenen Species nicht angehören, bewies mir eine Doppelcyste, welche jedenfalls aus ein und derselben Gregarine entstanden war und in der einen Teilcyste Makro-, in der andern Mikrosporen enthielt, welch letztere eben nur ¼ so grofs wie jene, aber sonst ganz von derselben Form waren (vgl. Fig. 18).

Wenn demnach auch die verschiedene Gröfse bei gleicher Form keine verschiedene Species bedingt, so scheint es mir jedoch umgekehrt unzweifelhaft, dafs verschiedene Formen von Sporen auch verschiedenen Species zukommen. Die Frage nach dem Grund dieser abweichenden Grössenverhältnisse bei gleichbleibender Form innerhalb derselben Species, und welche Form für diese oder jene

Monocystis charakteristisch sei, mufs ich leider unbeantwortet lassen, weil ich hier mit Vermutungen nicht dienen will.

Die Sporen und ihre Sichelkörper.

Der Lösung der Frage, ob die Sichelkörper, welche sich in den reifen Sporen finden, als Fortpflanzungskeime Geltung haben, kommen wir schon ein bedeutendes Stück näher, wenn wir ihre Entstehungsweise ganz genau angeben können. Bis jetzt ruht aber darüber noch völliges Dunkel. Bütschli und Schneider nehmen allerdings an, dafs sie durch regelmäfsige Längstheilung des Sporeninhaltes entstanden seien. Doch besser citiren wir hier den von Bütschli (s. Sporozoa p. 551) als wahrscheinlich mitgeteilten Vorgang: „Höchst wahrscheinlich erfolgt diese Längsteilung simultan, nicht successiv, da man letztere Teilungsstadien nie beobachtet hat. Jedoch ist die Teilung selbst sehr regelmässig und erfolgt nach radialgerichteten Längsebenen (4—8), welche sich sämmtlich in der Längsaxe schneiden, sodass die sichelförmigen Keime ganz regelmäfsig, etwa wie die Schnitzen einer Orange zusammengeordnet sind (33. 5*d*).“ Thatsächlich widerspricht aber fast jede Spore auf den ersten Blick dieser Darstellung. Dies scheint auch den Verfasser selbst zu folgender Konzession veranlafst zu haben: „Unregelmäfsige Lagerung der Körperchen, wie sie sehr gewöhnlich an den Sporen mit völlig ausgebildeten Keimen zu beobachten ist, dürfte wohl auf nachträgliche Verschiebung zurückzuführen sein.“ Und doch ist weder von andern noch von mir jemals eine nachträgliche Verschiebung konstatirt worden, was ich doch auch hätte bemerken müssen, da ich tagelang sowohl in physiologischer Flüssigkeit wie in humor aquaeus mit Hülfe der feuchten Kammer ganz bestimmte Sporen aufmerksam beobachtete, ohne auch nur die Spur von Verschiebung der vorher genau skizzirten Sichelkörper bemerkt zu haben. Wenigstens müfste man doch junge Sporen treffen, welche nach eben erfolgter simultaner Teilung noch jene regelmäfsige Anordnung der Sichelkörper zeigen, da die Verschiebung, deren Grund man aufserdem bei der festen Sporenschale nicht einsieht, erst eine „nachträgliche“ sein soll. Aber nichts von alle dem! Sobald die Spore sich aufhellt, sehen wir die Sichelkörper in derselben unregelmäfsigen Anordnung, wie sie Bütschli selbst beobachtet und Schneider (s. No. 10) auf seiner Tafel (XXII, Fig. 16—32) abgebildet hat.

Es war also unbedingt nötig, dafs, wenn ich mir über die Entstehung und das Wesen der Sichelkörper Klarheit verschaffen

wollte, ich den allerjüngsten Sporenstadien meine ganze Aufmerksamkeit widmete. Kehren wir zu dem Zwecke jetzt zu den Sporoblasten zurück und verfolgen wir Schritt für Schritt die Umwandlung derselben in Sporen mit Sichelkörpern.

Am Rande der kugeligen, noch nicht mit einer Hülle umgebenen Plasmamasse der Sporoblasten finden wir vorwiegend jene feinere Granulation, während wir im Innern gegen 4—8 ovale Gregarinenkörnchen erkennen, welche möglichst dicht an einander liegen und zwar häufig Längsseite an Längsseite (vgl. Fig. 27). Bald geht die kugelige Form der Sporoblasten in die länglich ovale über. Gleichzeitig scheidet sich aber auf jedem Pole eine zähe, gelblich weisse Masse aus, welche auf dem optischen Längsschnitt anfänglich wie eine äufserst feine Mondsichel erscheint, mit der Zeit aber immer stärker und länger wird, bis sich die beiden Enden der Sicheln in der Aequatorialzone vereinigen (vgl. Fig. 22 *a* und *b*). Aber während an den Längsseiten, um das Bild zu verlassen, die Masse, welche die Sporenschale bildet, auf Kosten der feineren, randschichtigen Granulation noch weiter ausgeschieden wird, hat sich die polare Ausscheidungsmasse schon rings um die beiden Polpunkte kondensirt, so dafs die äufsere Umgrenzung derselben mit einem gothischen Spitzbogen verglichen werden könnte (vgl. Fig. 22 *b*). Indem sich nun die Schale rings um die beiden Polpunkte immer weiter verdichtet und sich möglichst an den ovalen Inhalt anlegt, entsteht jene den Sporen charakteristische Schiffchen- oder Navicellenform mit den beiden knöpfchenartigen Verdickungen an der Spitze (vgl. Fig. 22 *c* und 30 *a*).

Doch welche Veränderungen erleidet während dieser Vorgänge der ovale Sporeninhalt? Solange an den ovalen Sporoblasten noch keine Schalensubstanz ausgeschieden wird, lassen sich noch alle früher erwähnten Elemente im Innern nachweisen. In dem Mafse aber, wie die junge ovale Spore Schalensubstanz absondert, rücken die oben erwähnten, randschichtigen Körnchen dichter zusammen, so dafs auf den ersten Blick Differenzirungen im Innern scheinbar nicht zu erkennen sind. Allein bei aufmerksamer Betrachtung bemerkt man 3—7 hellere, längliche Flecken, die unzweifelhaft die Lage der gröfseren Körnchenelemente der Sporoblasten verraten (vgl. Fig. 22 und 30 *a*); denn dafs diese den meisten ovalen, hellen Flecken zu Grunde liegenden Gebilde identisch sind mit den in den ovalen resp. kugeligen Sporoblasten sich findenden Gregarinenkörnchen, unterliegt keinem Zweifel, da Anzahl, Form und Gröfse übereinstimmt. Bei einigen Sporen war in der-

selben Cyste, wahrscheinlich in Folge der successiven Sporulation, der Inhalt schon so weit aufgehellt, dafs man an diesen Körperchen auch jenes stärkere Lichtbrechungsvermögen und die eigentümliche Färbung, welche fettartige Massen auszeichnen und wie wir sie an den Gregarinenkörnchen wahrnehmen, konstatiren konnte. Der Aufhellungsprozess vollzieht sich so, dafs die randschichtige Granulation, welche namentlich an den Polen und an den Seiten in den Lücken zwischen zwei benachbarten Körperchen am stärksten ist und sich hier als eine dunklere Streifung kundgiebt, zum Teil sich zu homogenem Plasma auflöst, zum Teil aber sich im Centrum zu einer fein-körnigen, kugeligen Masse zu vereinigen strebt, um hier den sogenannten nucléus de relicat Schneiders zu bilden. Dafs die grün-gelblich weisse Farbe der nunmehr als identisch erkannten Sichel- resp. Gregarinenkörnchen mit der Reife der Sporen etwas verblasst, mag wohl darauf zurückzuführen sein, dafs die dichter und dunkler gewordene Sporenschale dieselbe modifizirt, vielleicht auch auf chemische Veränderungen im Innern der Sporenmasse. Schneider schildert den Aufhellungsprozess mit den Worten: la séparation de ce nucléeus de relicat, l'éclaircissement du reste du contenu et l'individualisation des corpuscules falciformes marchent de pair, ou, tout au moins, les corpuscules ont commencé à se différencier avant que le contenu soit devenu absolument limpide. Wir finden, dafs seine zwar falsch gedeuteten Beobachtungen mit den meinigen nicht im Widerspruch stehen, vielmehr dieselben bestätigen. Selbstredend verlieren somit die Sichelkörper als identisch mit den Gregrarinenkörnchen die Bedeutung von selbständigen Fortpflanzungskeimen, wenngleich sie, wie wir hernach sehen werden, dennoch eine wichtige Rolle spielen.

Wenn Aimé Schneider trotz eingehendster Untersuchungen über den Entwicklungskreislauf der Gregarinen nicht weiter gekommen ist, als in einigen Fällen Sichelkörper mit Kern nachgewiesen zu haben, und zwar durch Experimente, welche wohl anfechtbar sind, und auf die ich später ausführlicher zurückkommen werde, so hatte dies seinen Grund darin, dafs er sich auf ganz falscher Fährte befand, auf welche ihn wahrscheinlich das Vorkommen von sehr schönen, kernhaltigen, beweglichen Sichelkeimen bei den nächsten Verwandten der Gregarinen, den monosporen Coccidien geführt hatte (s. No. 10, p. 549).

Allein wie wir hernach sehen werden, haben diese Monosporen-Coccidien-Sichelkeime gar nicht den Wert und die Bedeutung von

Gregarinen-Sichelkörpern, sondern von Gregarinensporen. Jedoch hierüber später!

Die Restmasse in der Spore oder der nucléus de relicat Schneider's und seine Bedeutung.

Wir verliefsen die Spore in dem Zustande, wo die Sichelkörper vollkommen klar geworden sind, während die feinkörnige Masse sich im Zentrum vereinigt hat. Von letzterer nun behauptet Bütschli (s. Sporozoa p. 551), welcher Schneider's Ansicht von den Sichelkörpern als sekundären Fortpflanzungskeimen vertritt, die nach völliger Ausbildung der Keime meist mehr abgerundete und den sogenannten nucléus de relicat (A. Schneider's) bildende, axial gelagerte Körnermasse sei „ein Ausscheidungsprodukt, welches ohne Zweifel keine Bedeutung mehr für die Entwicklung der Gregarinen besitze.“ Plausibel und wahrscheinlich macht er diese Behauptung dadurch, dafs er die Bildung des Restkörpers auf einen Reinigungsprozess zurückführt, „wie er bei der Encystirung gewisser Rhizopoden, Heliozoen und Flagellaten sich vollzieht, indem innerhalb der Cyste die Nahrungsreste und Exkretkörnchen ausgestofsen werden.“ Allein eine solche Ausscheidung von Exkretkörnchen kann bei den Gregarinen nicht statthaben, weil sie durchaus nicht befähigt sind, feste Nahrungsteilchen, sei es durch Oeffnungen, sei es durch Pseudopodien, aufzunehmen, sondern denen, wie wir sahen, nur reines, flüssiges Zellplasma zur Nahrung dient.

Aufserdem zeigte sich bei manchen Sporen mit grofsem, runden nucléus de relicat sogar ohne Färbungsmittel häufig auf den ersten Blick ein sehr schöner, deutlicher Kern in demselben, während die Sichelkörper keine Spur von Kern erkennen liefsen (vgl. Fig. 30 *e—k*).

Es dürfte hiernach das Verhältnis gerade umgekehrt sein, dafs nämlich der nucléus de rel. den eigentlichen Keim darstellt, welcher in der Spore heranwächst, und dem die Sichelkörper während seines Heranreifens in der Spore zur vorläufigen Nahrung dienen. Dies Verhältnis wäre insofern interessant, als wir hier in der aufsteigenden Reihe der Tiere das erste Vorkommnis hätten, dafs dem jungen Keimling zur Ernährung und weiteren Entwicklung während seines embryonalen oder entosporalen Lebens eine Partie fettartiger Körper beigegeben wird. Wenn man aber bedenkt, wie lange es dauern kann, bis eine Spore durch Zufall von einem Regenwurm beim Fressen in den Magen aufgenommen wird und von da in den Hoden gelangt, wo sie erst den zur Weiter-

entwicklung nötigen und günstigen Nährboden findet, so darf uns eine solche Beigabe nicht überraschen; begegnen wir doch an den Eiern höher differenzirter Tiere wie am Samen der Pflanzen ganz analogen Verhältnissen. Auch scheint die Natur diesen Sporen nicht ohne Grund jene äufserst feste, dauerhafte Schale gegeben zu haben, welche selbst konzentrirte Salzsäure, Salpeter- und Essigsäure nicht zu zerstören vermögen. Bemerken will ich noch, dafs diesen „Dauersporen", um sie so zu bezeichnen, niemals der nucléus de relicat oder vielmehr die „Keimanlage" fehlt, wie Bütschli und Schneider ebenfalls besonders hervorheben.

Ausbildung des Sporenkeimlings aus der Keimanlage.

Die Weiterentwicklung des Sporeninhaltes resp. die Ausbildung des Sporenkeimlings aus der Keimanlage liefs sich sehr gut an einigen anfangs August beobachteten Cysten verfolgen; dieselben enthielten Sporen, in welchen sich von der gewöhnlichen Keimanlage an bis zur völligen Ausbildung des Keimlings alle Uebergänge zeigten.

Die Sichelkörper erleiden zunächst dort, wo sie an die Keimanlage anstofsen, eine Veränderung ihrer Substanz, indem sie dort jene den Fettkörnern eigentümliche Farbe verlieren und durch das Auftreten von sehr feiner, körniger Granulation weifsgrau erscheinen wie die Masse der Keimanlage. Mit dieser und untereinander verschmelzen sie dort, während ihre Substanz und ihre Kontouren in den übrigen Teilen der Spore, besonders an den Polen, unverändert erscheinen (vgl. Fig. 30 *b*).

Indem diese Veränderung der Sichel- oder besser „Reservekörper" und das Verwaschen ihrer Kontouren von der Keimanlage aus immer weiter um sich greift und dadurch die Vergröfserung der Keimanlage bewirkt, sehen wir letztere bald schon den ganzen äquatorialen Raum der Spore einnehmen (vgl. Fig. 30 *c* und *d*).

An verschiedenen Präparaten, die solche Sporen enthielten, wurden Färbungsversuche angestellt. Allgemein aber reagierten die Sporen in diesem Zustande auf Hämatoxilin, Boraxkarmin und essigsaures Karmin sozusagen gar nicht, jedenfalls in Folge der Widerstandsfähigkeit der Schale, dagegen auf Alaunkarmin besser. Denn dort, wo dasselbe eingedrungen war, zeigte sich eine eigentümliche Kernfärbung, insofern als einige Körnchen je nach der Gröfse der Keimanlage bald 3, bald 2, zuweilen auch nur eins durch intensiv rote Färbung ihre Kernnatur verrieten. Während aber hier die Keimanlage noch keine bestimmte Grenze und Form

zeigt, und der Kern durch einzelne nahe bei einander gelegene Körnchen angedeutet wird, tritt er dort schon ganz deutlich als kugeliges Gebilde auf, wo die Keimanlage ebenfalls schon eine kugelige Form angenommen hat und sich immer deutlicher gegen die andere Sporenmasse absetzt (vgl. Fig. 30 *e* und *f*). Somit hätten wir jetzt den Sporenkeimling als fertige, begrenzte, rundliche Zelle mit Kern und Protoplasma vor uns. Derselbe wird dicker und dicker, bis er die Schale in der Aequatorialzone berührt, und wächst nun allmählich in die Länge auf Kosten der Reservekörper, die namentlich an den Polen noch deutlich hervortreten, dagegen nach der Mitte hin, an der Grenze der jungen Keimzelle sich zu einer homogenen, weifslichen Masse auflösen.

Bei einer Spore erfüllte der eiförmige Keimling mit seinem spitzeren Ende das Sporeninnere fast bis zum Pole, während das stumpfe Ende zwischen sich und dem Pole noch einen Raum frei liefs, welcher in der Spitze noch wolkige Andeutungen von Sichelkörpern zeigte (vgl. Fig. 30 *g*). In diesem Zustande des Keimlings bemerken wir, dafs sich an seinem Rande feine Körnchen ansammeln, dagegen das Innere sich ganz und gar aufhellt. Dieser Eindruck tritt bei einer andern Spore noch mehr hervor. Der Keimling erfüllt hier schon den ganzen Sporenraum und weist einen ohne Färbung schon erkennbaren, runden Kern auf (vgl. Fig. 30 *h*). An einer andern, welche im übrigen ganz mit der vorhergehenden übereinstimmt, hat diese sehr feinkörnige, randschichtige Granulation einer sehr feinen dünnen Hülle des Keimlings Platz gemacht, resp. dieselbe gebildet, wie mir scheint (vgl. Fig. 30 *i*). Dasselbe bemerken wir an einer überaus grofsen Spore, deren sonst sehr helles, homogenes Plasma neben dem grofsen Kern einige fettartige Körner erkennen läfst (vgl. Fig. 30 *k*). Wir sehen also eine Wechselbeziehung zwischen Volumen des Keimlings und den Reservekörpern, welcher SCHNEIDER, ohne den sachlichen Grund derselben zu ahnen, sonst aber sehr richtig folgenden Ausdruck giebt. En outre d'eux (corpuscules falciformes) on peut observer une sorte de noyau (nucléus de relicat), dont le volume est toujours en raison inverse de celui des corpuscules précités (s. No. 10, p. 537).

Die Experimente Schneiders und Bütschlis, die Selbständigkeit der Sichelkörper nachzuweisen.

Was nun die Experimente betrifft, durch welche ein Kern in den Sichelkörpern nachgewiesen sein soll, so kann man bei der

aufserordentlichen Wichtigkeit eines solchen positiven Resultates nach meiner Meinung nicht behutsam und skeptisch genug sein. Es wäre ja vielleicht immerhin denkbar, dafs die Resultate nur eine Folge der besondern Untersuchungsmethode seien. Leider mufs ich bei ihrer Kritik, zu der ich mich nun einmal oben verpflichtet habe, mich jetzt nur auf wenige Worte beschränken. An den Sporen der Monocystiden des Regenwurmes zunächst suchte Schneider dadurch, dafs er mit dem Daumennagel leicht auf das Deckglas drückte, die Spore zu sprengen (s. No. 10, p. 546), worauf es ihm gelang, in den vollkommen bewegungslosen Sichelkörpern mit Osmiumsäure Kerne nachzuweisen.

Bütschli vermochte schon an den nichtgesprengten Sporen die Kerne der Sichelkörper zu erkennen; „durch Behandlung der stark geprefsten Pseudonavicellen mit Essigsäure" traten aber dieselben noch viel deutlicher hervor, worauf es ihm leicht gelang, dieselben mit Alaunkarmin zu färben (s. No. 15, p. 404—405). Weder diese noch jene Druckexperimente, welche Schneider an den Sporen von Stylorhynchus longicallis vornahm (s. No. 17), können unbedingtes Vertrauen beanspruchen, weil die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dafs bei der Zerquetschung der Keimanlage Kernteile in die Sichelkörper hineingedrängt wurden, um hier nachgewiesen zu werden.

Zwei Experimente anderer Art nahm Schneider ebenfalls an den Sporen von Styl. longicollis vor, welche aber nach der ganzen Art ihrer Behandlung — sie wurden nämlich einen ganzen Monat lang in einem verschlossenen Glasröhrchen aufbewahrt — und der Art ihres Verhaltens, als sie plötzlich in Flüssigkeit gebracht aufsprangen und die Sichelkörper heraustreten liefsen, befürchten lassen, dafs sie ein Trockenpräparat waren. Zudem mufs ich noch bemerken, dafs die durch Druck herausgeprefsten Sichelkörper sehr verschieden von denen waren, welche hier freiwillig heraustraten, wie Schneider selbst berichtet (s. No. 17, p. 431), also schon entweder die einen oder die andern pathologischer Natur sein müssen. An den Sichelkörpern, welche freiwillig herausgetreten waren, erfordern die Bewegungserscheinungen, Beugung und Streckung des Körpers besondere Beachtung, falls dieselben wirklich willkürliche sind, was sich aber nicht erweisen läfst. Während die Bewegungen im ersten Präparat an dem Körper selbst nur bei sehr starker Vergrösserung wahrzunehmen sind, treten sie im zweiten viel markirter hervor. Dabei bestreitet Schneider (s. No. 17, p. 433) eine eigentliche Vorwärtsbewegung, indem er

sagt: je n'en vois un capable de nager, ni même de franchir en quelques secondes quelques divisions du micromètre oculaire, c'est-à-dire un espace très minime. Wie stimmt aber hiermit die auf derselben Seite unten abgegebene Mitteilung überein, daſs nach Verlauf von etwa zwei Stunden an 6 oder 7 verschiedenen Punkten des Präparates die Sichelkörper dieser Umgebung sich zu einer umfangreichen Kugel vereinigt hätten (formant une pelote volumineuse), u. zw. immer gegen mehrere hundert Sichelkörper zu einem Haufen? Da nach der obigen zweifellosen Thatsache eine freiwillige Vorwärtsbewegung ausgeschlossen ist, so wäre eine Erklärung nur durch die Annahme von Fusionserscheinungen im Präparat möglich, wodurch die Körnchen zufällig in Berührung gekommen infolge ihrer ohnehin klebrigen Masse an einander haften blieben. In dem Falle muſs man es aber mindestens unbewiesen sein lassen, ob die Bewegungen an den Sichelkörpern selbst, Beugung und Streckung, willkürliche waren oder auf der Fusion der Flüssigkeit beruhten.

Trotz aller Bemühungen war es mir nicht möglich, in den Sichelkörpern der unverletzten Sporen Kerne zu entdecken. Als ich nämlich versuchte, in einem Präparat, das eine Menge von Sporen mit groſser rundlicher Keimanlage und deutlichen Sichelkörpern enthielt, diese durch allmählichen Druck zu sprengen, trat mir eine ganz andere Erscheinung entgegen, als sie Schneider dadurch erzielte, daſs er mit dem Daumennagel auf das Deckglas preſste, während ich durch Flieſspapier die Flüssigkeit auszog. An verschiedenen Punkten derselben Sporenschale sah ich aus sehr kleinen, durch Druck entstandenen Oeffnungen eine grüngelblich-weiſse, fettige Masse hervorquellen, welche anfangs länglich oval gestreckt, aber bald kugelige Form annahm; bald waren es gröſsere, bald kleinere Fettkügelchen, welche der Qualität nach von den Gregarinenkörnchen nicht verschieden waren. Sie waren nichts anders als die Masse der Sichelkörper, denn der runde Keimling blieb unversehrt, während dort, wo Reservekörpersubstanz herausgepreſst war, innerhalb der Sporenschale sich eine entsprechende Lücke zeigte. Die ausgepreſsten Massen verrieten auſserdem eine klebrige Beschaffenheit; denn als ich durch Zusatz von Flüssigkeit eine starke Strömung im Präparat bewirkte, waren sie trotz der stärksten Rotation der Spore nicht von derselben zu trennen (vgl. Fig. 30 *l*).

Degeneration von Sporen.

Bevor wir uns zur Lösung der vierten Hauptfrage wenden, wie die Gregarine sich aus der reifen Spore oder besser aus dem ausgebildeten Keimling entwickle, so bald die für die Weiterentwicklung nötigen Bedingungen erfüllt sind, müssen wir noch kurz das Schicksal der Sporen berühren, bei denen jene Bedingungen nicht erfüllt sind. Wir können hierbei nur einen unserer Beobachtung zugänglichen Fall in's Auge fassen, nämlich den, dafs innerhalb einer Cyste die Keimlinge in den Sporen ihre gröfstmögliche Ausbildung erlangt haben und nun, falls die Cystenhülle nicht frühzeitig genug reifst, und die Sporen auf einen für ihre Weiterentwicklung notwendigen Nährboden gelangen, in ihrer Weiterentwicklung gestört werden und degeneriren.

Die Schale solcher Sporen wird dünner und dünner; das Innere, zugleich vakuolös und dünnflüssiger werdend, zieht sich in der Mitte der Spore kugelig zusammen und treibt hier die schon völlig widerstandslos und dünn gewordene Schale auf, um sie schliefslich zu durchbrechen (vgl. Fig. 26 *a—d*). Zuweilen bricht die Schale an den Polen zuerst auf und zeigt uns den innen liegenden degenerirten Keimling (vgl. Fig. 26 *e*). Der Inhalt tritt bald in einzelnen Partien, bald als noch zusammenhängende degenerirte, kernlose, kugelige Masse an der Bruchstelle heraus. Die so frei gewordenen Inhaltsmassen vereinigen sich in der Cyste manchmal zu einem grofsen Plasmagebilde, um gemeinsam zu zerfallen, meistens aber unterliegen sie einzeln demselben Schicksal. Gewöhnlich legt sich die Verfallsmasse an die Cystenwandung an, wofern dieselbe nicht mittlerweile ebenfalls zerstört ist, während man im Innenraume vielfach Sporenschalen wahrnimmt, und zwar gewöhnlich die polaren Hälften, die durch ihre starke Aufhellung und Feinheit anfangs dem Beobachter leicht entgehen können (vgl. Fig. 25).

Weiterentwicklung der Gregarinen aus den Sporen.

Weniger auf Grund direkter Beobachtung, sondern nur vermutungsweise behauptete Kölliker einst, die Spore wandle sich direkt zur Gregarine und ihre Schale zur Kutikula derselben um, und kam damit der Wahrheit schon sehr nahe. Stein glaubte dagegen, dass die junge Gregarine aus den Sporen hervorschlüpfe, denn er traf „im Darm der Blatta mit den Keimkörnern (Sporen)

zugleich ganz junge Individuen der Greg. blattarum, die wenig länger waren als die Keimkörner.“ LIEBERKÜHN lässt aus der Spore eine Amöbe hervorschlüpfen, welche sich erst nach und nach zur Gregarine umwandle. Wie wenig begründet seine Deutungen sind, hat AIMÉ SCHNEIDER hinlänglich nachgewiesen und BÜTSCHLI nochmals hervorgehoben (s. BÜTSCHLI, Sporozoa p. 552). Derselbe unterzieht auch (p. 554) E. VAN BENEDENS willkürliche Entwicklungskonstruktionen einer eingehenden Kritik. Am meisten Beachtung verdienen die Untersuchungen von AD. SCHMIDT (s. No. 4. p. 177—179). Er fand nämlich im Hoden des L. agricola innerhalb der Spermamutterzellen alle Uebergänge von den jüngsten erkennbaren Gregarinenformen bis zu den vollkommen ausgebildeten Individuen. Wie jedoch dieselben in die Spermamutterzellen gelangen, blieb ihm verborgen, er glaubte aber, „dass ein Gregarinenkeim zu seiner Entwicklung hineindringt.“ Allein die Frage nach der Beschaffenheit dieses Keimes, sei es Amöbe, sei es Spore, und der Art des Eindringens bezeichnet auch jetzt noch „die Lücke, die er nicht ausfüllen kann.“

Ein äusserst wichtiges Experiment vollführte BÜTSCHLI (s. No. 15. p. 399). Eine Blatta wurde mit den Sporen von Clepsidrina bl. gefüttert, „welche noch nichts von einem Zerfall in Sichelkörper gezeigt hatten.“ Nach drei Tagen fanden sich in dem Darm eine grosse Anzahl von ganz jungen, kleinen, oval- bis birnförmigen Gregarinen von der Grösse der Sporen mit Kern und Nukleolus, und zwar bis zur Hälfte in Darmepithelzellen eingesenkt. „Pseudonavicellen oder leere Hüllen waren aber nicht zu finden.“ Dass dies Experiment so wider Erwarten gut glückte, hat wahrscheinlich seinen Grund mit darin, dass die Sporen keine Sichelkörper mehr, sondern, so vermute ich, schon einen ausgebildeten Keimling enthielten.

Schon längst hatte ich mich von der Wahrheit der Beobachtungen, welche AD. SCHMIDT an der Mon. agilis gemacht hatte, überzeugt, aber mich vergeblich bemüht, ein Eindringen von Sporen in die Spermamutterzellen zu beobachten; denn nach allem musste ich das Eindringen von Gregarinenkeimen als Amöben für ausgeschlossen erachten, bis mir am 23. Juni eine Beobachtung meine Vermutung bestätigte. Das betreffende Präparat zeigte nämlich neben ganz jungen Gregarinen mit Spermatozoenkleid grosse, helle, amöboide Zellen, in deren Innern sich fast durchgängig eine Spore von häufig ausserordentlicher Klarheit befand (vgl. Fig. 31).

Diese Zellen waren junge Spermamutterzellen, welche sich meistens durch eine feinere Granulation in der Mitte und einen körnchenfreien, hellen Protoplasmasaum auszeichneten. Letzterer zeigte langsame, aber stark hervortretende Pseudopodienbewegung. Oft bildeten diese Zellen grössere Complexe, indem sie sich aneinandergelegt zu haben schienen, gleichsam um Synamöbien zu bilden (vgl. Fig. 31 u. 32).

Die Pseudopodienbildung war manchmal äusserst eigentümlich, indem das ganze helle Plasma sich nach einer Seite hin handartig ausdehnte und in viele feine Spitzen auslief, um sich bald wieder langsam auf die zentrale körnige Masse zurückzuziehen.

Das Eindringen von Sporen in Spermamutterzellen direkt zu beobachten, hatte ich auch bald in drei verschiedenen Fällen Gelegenheit.

Im ersten Falle sah ich eine Spore, welche an ihrer Bauchseite ein Sichelkörperchen erkennen liess, im übrigen aber stark körnig erschien, etwas schräg, zu ungefär $\frac{1}{3}$ seiner Länge in eine Spermamutterzelle eingesenkt. Die ganze Spore war mit einer hellen hyalinen dünnen Schicht, von pseudopodienbildender Randmasse der Spermamutterzelle bedeckt, die am freistehenden Pole am dünnsten war, dagegen über dem Niveau der Spermamutterzelle, in dem Winkel, den dieselbe mit der Spore bildete, stärker werdend allmählich auf die Zelle überging. Dies war das Bild beim Beginn meiner Beobachtung (vgl. Fig. 34 *a*).

Während zu Anfang die Längsaxe der Spore zum Niveau unter einem Winkel von 45° geneigt war, und die Spore zu etwa $\frac{2}{3}$ ihres Volumens über demselben hervorragte, war diese nach etwa einer halben Stunde so weit eingedrungen, dass sich vielleicht noch $\frac{1}{5}$ des Sporenvolumens über demselben befand, indem sich der freie Pol ganz herübergeneigt hatte und fast schon die Oberfläche der Spermamutterzelle berührte (vgl. Fig. 34 *b*).

Ein anderes Mal sah ich eine Zelle mit rundlicher, feinkörniger, zentraler Masse, deren helle pseudopodiale Randsubstanz sich an einer Stelle zu einem starken Pseudopodium vereinigt hatte, welches als ein längliches Gebilde mit pseudopodial veränderlicher Oberfläche wie ein Anhängsel der körnigen Centralmasse erschien. Innerhalb dieses Pseudopodiums lag eine Spore, welche zu Anfang meiner Beobachtung und Aufzeichnung mit dem einen Pole zu etwa $\frac{1}{5}$ ihres Volumens in die körnige Centralmasse eingedrungen war (vgl. Fig. 35 *a*).

Allmählich rundete sich das Pseudopodium an der Oberfläche ab und verbreiterte sich an der Basis, indem es das Bestreben zeigte, sich auf die körnige Centralmasse zurückzuziehen, wodurch die Spore merklich tiefer und tiefer in diese hineingedrückt wurde (vgl. Fig. 35 *b*).

Die dritte Beobachtung führte mir die erste Berührung der Spore und der Spermamutterzelle vor Augen. Durch Zufall kam eine Spore mit dem einen Pole in senkrechte Berührung mit einer amöboiden Zelle. Während ich ein daneben liegendes Gebilde aufzeichnete, bemerkte ich, dass nach etwa 10 Minuten die Sporenspitze in die Zelle eingedrungen war, und das helle, pseudopodiale Plasma an den Wandungen der Spore hinaufzudringen suchte, gleichsam um den Winkel auszufüllen, den dieselbe mit der Zelle bildete. Sofort skizzirte ich diese verschiedenen Stadien. Unterdess war die Pseudopodiensubstanz aber schon bis über die Breitseiten der Spore hinausgekommen, und diese selbst immer tiefer in die körnige Zellmasse eingedrungen (vgl. Fig. 36 *a* und *b*).

Meine Vermutung über den Prozess des Eindringens geht nun dahin, dass die pseudopodiale Masse schliesslich die ganze Spore umfliesst, so dass wir den Zustand der zweiten Beobachtung im ersten Stadium haben. Durch das Einziehen der pseudopodialen Masse wird bewirkt, dass wir an der abgewendeten Seite der Spore schliesslich nur noch einen dünnen Plasmabeleg haben, wie es die erste Beobachtung zeigte, und dass dadurch die Spore in die Spermamutterzelle einsinkt. Demnach dringt sie nicht aktiv, sondern passiv durch die Pseudopodien der Spermamutterzelle ein.

Fast in jeder Spermamutterzelle liess sich eine Spore nachweisen, wodurch die Annahme Lieberkühns und Gabriels, dass sich die Sporen der Monocystiden des Regenwurmes direkt im Parasitenträger wieder zu Gregarinen entwickeln, hiermit verifizirt sein dürfte. Wenn Bütschli dieses unwahrscheinlich fand „wegen der meist nicht sehr erheblichen Zahl ausgebildeter Gregarinen“, so kann ich ihm mit seinen eigenen Worten erwidern, dass ich anfangs Juli schon, aber ganz besonders Mitte Juli Regenwürmer antraf, deren „Hoden strotzend mit Gregarinen erfüllt waren.“ Also weder als Sichelkeime Aimé Schneiders, die ihm ganz besonders befähigt schienen, in die Zellen einzudringen, noch als Amöben, sondern als wohl ausgebildete Sporen sehen wir die Gregarinen ihr parasitisches Zellenleben beginnen.

Die Veränderungen der Spore im Innern der Sper-

mamutterzelle, so lange sie noch eben als Spore erkennbar ist, werden wir nun zunächst zu verfolgen haben. Je nach der Reife der Spore, ob dieselbe nämlich beim Eindringen noch mit Reservekörpern versehen ist, oder schon einen wohl ausgebildeten Keimling enthält, geht die Veränderung schnell vor sich. Im ersten Falle sehen wir in der früher geschilderten Weise den Keimling erst sich ausbilden, bis er als kernhaltiges, homogenes, helles, von einer ganz feinen Hülle umschlossenes Plasmagebilde die ganze Sporenschale erfüllt (vgl. Fig. 31 *a*). Nunmehr treten auch Veränderungen an der Sporenschale auf, ähnlich denen, wie wir sie an den degenerirenden Sporen wahrnahmen. Dieselbe wird immer dünner und durchsichtiger, so dass sie schliesslich an den Polen nur noch durch eine Anhäufung heller, gelbweisslicher Substanz die einstige Sporengestalt mit den Polknöpfchen wieder erkennen lässt (vgl. Fig. 31 *b*). Aber auch dieselbe verschwindet bald, so dass wir den nackten Keimling schliesslich nur noch von einer ganz dünnen hellen Plasmaschicht umgeben finden, die mir jedoch eine Differenzirung des Spermamutterzellenprotoplasmas zu sein scheint (vgl. Fig. 32 *c* u. *d*). Ein durch mechanische Einwirkung freigewordener Keimling mit Kern bestätigte das, was wir an den eingebetteten Sporen bemerkten, nämlich dass in der Spermamutterzelle die Sporenschale durch allmähliche Auflösung verloren geht, und der ganze Inhalt als Gregarinenkeimling frei wird (vgl. Fig. 33). Derselbe zeigt aber keine Bewegung, sobald er eben frei geworden ist, sondern dieselbe äussert sich erst später. Somit fällt auch LIEBERKÜHNS Amöbenstadium fort, oder man müsste die Bewegungen der Gregarinen überhaupt als höher differenzirte amöboide Bewegungen auffassen. Demnach gebührt KÖLLIKER und STEIN das Verdienst, den Entwicklungskreislauf der Gregarinen annähernd richtig vermutet zu haben, nur dass bei jenem die Sporenschale sich nicht direkt zur Gregarinenkutikula umbildet, und dass bei diesem der Sporeninhalt nicht einfach aus der Schale hervorschlüpft.

Solange die Spermamutterzellen an ihrer Oberfläche noch keine Samenfäden bilden, lassen sich in ihnen die Gregarinenkeime als rundliche oder ovale parasitische Zellen erkennen, aber sobald an ihrer Peripherie jene bekannten Besatzkügelchen oder ersten Spermatozoenanlagen entstehen (vgl. Fig. 37 u. 38), entziehen sie sich der Beobachtung, bis die Samenfäden schon eine spindel- oder fadenförmige Gestalt angenommen haben. In einzelnen günstigen

Gebilden liess sich jedoch durch alle Stadien der Spermaentwicklung die junge Gregarine beobachten (vgl. Fig. 39, 40 u. 41).

Zwar nehmen die den einzelnen Gregarinenspecies eigentümlichen Formen mit der Jugend ab, aber doch lassen sich schon bei den allerjüngsten Individuen zwei verschiedene Grundformen nachweisen, sobald sie die Sporenschale verloren haben, nämlich solche mit kugeliger und solche mit ovaler Form. Erstere gehören wahrscheinlich der Mon. minuta an (vgl. Fig. 39). In dem Masse aber, wie dieser jugendliche Keim heranwächst, nimmt er auch durch willkürliche Bewegung unregelmässige Formen an (vgl. Fig. 40), indem er in amöboider Weise seine Oberfläche bald hier, bald dort hervorwölbt ohne eigentliche Pseudopodienbildung. Ad. Schmidt (s. No. 4. p. 178 u. Fig. 28) findet es bei der Beschreibung der jüngsten Gregarinen in den Spermamutterzellen, angeblich von Mon. agilis „merkwürdig, dass man in diesem Zustande viereckige Gregarinen findet", eine Form, welche er die erwachsenen niemals annehmen sah. Höchst wahrscheinlich hatte er es hier mit einer sehr jungen Mon. minuta zu thun. Der andere ovale, gestreckte Typus lässt wieder zwei Untertypen erkennen, nämlich eine birnförmige Gestalt mit gerader Hauptaxe (vgl. Fig. 37) und eine birn- oder gurkenförmige Gestalt mit mehr oder minder gekrümmter Hauptaxe (vgl. Fig. 41 u. Fig. 32 *d*), jene vermutungsweise der Mon. cuneiformis und porrecta, diese der Mon. agilis angehörig.

Ueber die Entwicklung von Mon. magna und cristata fehlt mir leider jede Beobachtung; von letzterer hatte ich nur Gelegenheit, ein ganz junges Tierchen, kaum grösser als eine bedeutende Spore, mit Haarschopf zu sehen, welches schon die dieser Species eigentümliche Stossbewegung zeigte (vgl. Fig. 2 *a* u. *b*). Eine andere, ganz junge, vollkommen helle Gregarine mit schönem Kern und sehr lebhaften Bewegungen (vgl. Fig. 12 *a*, *b*, *c*) fand ich neben einer aussergewöhnlich grossen Spore (vgl. Fig. 30 *k*), mit welcher sie in der Grösse fast ganz übereinstimmte. Ob sie eine durch mechanische Einwirkung freigewordene Mon. agilis oder M. magna ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Entwicklungskonnex zwischen den Gregarinen und den Geschlechtsprodukten des Regenwurms.

Schon mehrfach ist es aufgefallen, dass man den Lumbricus agricola zu gewissen Zeiten vergeblich nach Gregarinen durchsucht,

während er hingegen zu anderen Zeiten solche in grossen Mengen zeigt. Dasselbe bestätigt Dietr. Nasse (s. No. 16) für seine im Hoden des Tubifex sich findende Monocystide. Der Grund dieser Unregelmässigkeit liegt darin, dass die Entwicklung der Gregarinen im Allgemeinen in Folge ihrer parasitischen Lebensweise in den Spermatozoenmutterzellen mit der Entwicklung letzterer im engsten Connex steht. Wir bemerken nämlich, dass die Gregarinensporen zu der Zeit frei werden und am zahlreichsten auftreten, wo die für ihre Weiterentwicklung günstigen und notwendigen Bedingungen geschaffen sind, nämlich das Vorhandensein junger, amöboider Spermamutterzellen. Selbstredend hat dieser Entwicklungskonnex nur im Allgemeinen, im Grossen und Ganzen Gültigkeit, da in Einzelfällen Schwankungen und Abweichungen vorkommen.

Bis Anfang Juni, dem Beginn der Kopulation der Regenwürmer, zeigen sich seine Hodentaschen überfüllt von reifen oder fast reifen Samenfäden. Aber schon Mitte Juni, höchst wahrscheinlich in Folge der Copulation, verschwinden sie, und es zeigt der Wurm nun das Bestreben, für das bei der Copulation verbrauchte Sperma Ersatz zu schaffen. Man begegnet deshalb schon sehr zahlreichen, amöboiden, jungen Spermamutterzellen, die Anfang Juli am häufigsten sind bis etwa Mitte Juli, wo die meisten in der Spermatozoenbildung begriffen sind.

Halten wir nun dagegen die Entwicklungszeitfolge der Gregarinen: Während der April nur selten Gregarinen zeigt, treten Anfang Mai solche sehr häufig auf, aber jung und mit Spermatozoenkleid. Dieselben sind Mitte Mai ausgewachsen und zum Teil encystirt, Ende Mai und Anfang Juni aber sämmtlich encystirt und in der Sporenbildung begriffen. Mitte Juni werden Gregarinen und Cysten sehr selten, dagegen finden sich sowohl sehr zahlreiche freie Sporen als auch häufig solche, welche in amöboide Spermamutterzellen eingedrungen sind, letzteres namentlich Ende Juni und Anfang Juli. Während diese aber Mitte Juli, wo die Spermatozoenbildung wieder allgemein begonnen hat, nur noch sehr vereinzelt vorkommen, strotzen jetzt schon manche Hodentaschen von ganz jungen Gregarinen, welche sämmtlich mit Samenfäden besetzt sind. Dieselben sind Anfang August herangereift und schon zum grössten Teil encystirt, sodass wir Ende August wieder grossen Mengen von freien Sporen und Cysten neben vereinzelten sehr reifen Gregarinen begegnen.

Infektion des Lumbricus mit Gregarinen.

Wie die Uebertragung von Gregarinenprodukten (Dauersporen) von einem Wurm auf den andern vor sich geht, lässt sich direkt sehr schwer konstatiren. Dass eine solche bei der Copulation stattfindet, ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil alle kopulationsreifen Würmer bereits mit Parasiten behaftet sind, ausserdem ja weder Samenblasen noch Eikapseln Gregarinensporen zeigen, sodass auch eine direkte Infektion der jungen Embryonen ausgeschlossen ist. Um festzustellen, ob bei der Copulation überhaupt Gregarinensporen mit dem Sperma frei werden, untersuchte ich den bei der Copulation in der Gegend der Ausführungsgänge der Samenblasen sich findenden, kugeligen Samenballen von etwa 2 mm Durchmesser, ohne irgend etwas von Sporen und dergleichen darin zu finden. Da ich ferner im Hoden ganz junger Exemplare von L. agricola manchmal gar keine Gregarinenprodukte, manchmal einzelne Sporen, so z. B. ein Mal 2, ein anderes Mal 3 und in einem Falle nur eine einzige vorfand, so schien es mir unzweifelhaft, dass die Uebertragung 1. durch Sporen und 2. durch das Gefressenwerden derselben von Seiten der jungen Würmer stattfindet. Zwar gelang es mir bei den Experimenten, welche ich zu dem Zwecke anstellte, in dem Darm von jungen Regenwürmern, welche ich in einem kleinen Behälter einige Tage lang aufbewahrt und mit sporenreicher Hodensubstanz gefüttert hatte, eine grosse Menge von zum Teil noch gut erhaltenen Sporen nachzuweisen. Jedoch ein direktes Durchdringen der Darmwand suchte ich vergeblich zu konstatiren, wenngleich ein solches statthaben musste, weil ich mehrfach Sporen in der periviszeralen Leibesflüssigkeit antraf. Wie die Sporen überhaupt frei werden, ob durch Ausscheidung durch die Ausführungsgänge der Hoden oder in Folge des Absterbens und der Verwesung der Würmer, bleibt eine offene Frage, welche meines Erachtens zum Teil nur mit Hülfe des Mikrotomes gelöst werden kann.

Die Beziehungen zwischen Gregarinen und Coccidien.

Früher behauptete ich, A. Schneider sei durch die Sichelkeime der Coccidien, ganz besonders durch die der Spezies Eimeria zu der falschen Vermutung gekommen, dass die Reservekörper in den Sporen der Gregarinen bei der nahen Verwandtschaft derselben mit jenen ebenfalls Fortpflanzungskeime seien. Er fasste

jene Abteilung, welche wirklich fortpflanzungsfähige Sichelkeime producirt, unter dem Namen Monosporen zusammen, eine Bezeichnung, die uns in der That schon sehr stutzig macht. Die encystirungsreife Coccidie bildet nämlich in ganz derselben Weise wie die Gregarine eine Cyste, welche SCHNEIDER einfach eine Monospore nennt, indem der sonst ziemlich komplizirte Sporulationsprozess unterbleibt. In dieser Monospore nun entstehen bei der Abteilung der Orthosporen 4 und bei der der Eimerien unbestimmt viele von jenen kernhaltigen, beweglichen Sichelkeimen, welche ihm als Beispiele bei seinen Untersuchungen über die Natur und Bedeutung der Gregarinensichelkörper vorschwebten.

Berechtigt schien ihm jedenfalls die Bezeichnung einer Spore deshalb, weil die Cysten dieser Coccidien neben den Sichelkörpern immer eine dem nucléus de relicat der Gregarinensporen angeblich entsprechende Rückstandsmasse aufweisen. Doch ein Vergleich beider Restmassen wird uns auch sofort den bedeutenden Unterschied beider zeigen: In der Gregarinenspore ist der nucléus de relicat eine feinkörnige, weisslich graue, fast homogene, kernhaltige Masse, hier dagegen in den Coccidiencysten nichts anderes als die Fettkörnchen, welche auch die encystirungsreife Coccidie erfüllen; A. SCHNEIDER (s. No. 26. p. 391) beschreibt ihn selbst als tantôt sphérique ou subsphérique, granuleux, en partie vacuolarisé, tantôt un amas de grosses gouttelettes de graisse (Fig. 13).

Was nun die Entstehung der Sichelkeime dieser monosporen Coccidien betrifft, so ist dieselbe bei Eimeria noch vollkommen unbekannt, während für die Orthospora eine der Sporulation entsprechende Entstehung nachgewiesen worden ist. Es treten nämlich aus der körnigen Cystenmasse gewöhnlich 4 Sporoblasten hervor, welche anfangs eiförmig sind, aber später auf Kosten der fettartigen Rückstandsmasse oder besser Reservekörper in die Länge wachsen und hier wie bei Eimeria immer mit dem einen Ende der Restmasse auflagern. Diese letztere, welche sich nach der Sporulation der Sichelkeime vakuolös zeigt, zieht sich bald massig zusammen und nimmt in dem Masse ab, als die jungen Keimlinge an Länge und Volumen zunehmen, wie ein Blick auf die Figuren zeigt (s. No. 26. Pl. XXII. 5—12). Dass bei Eimeria der Vorgang ein ähnlicher sei, geht vermutungsweise daraus hervor, dass die Rückstandsmasse häufig ebenfalls vakuolös gefunden wird (s. No. 26. p. 391). Während also in den Gregarinensporen der nucléus de relicat als eigentlicher Keimling auf Kosten der

fettartigen Sichel- oder Reservekörper wächst, wachsen hier bei den Monosporen die Sichelkeime als wirkliche Fortpflanzungskeime auf Kosten der gemeinsamen fettartigen Rückstandsmasse.

Vergleichen wir nun einmal die Sichelkörper der Gregarinensporen mit denen der monosporen Coccidien, um uns auf den ersten Blick von ihrer Grundverschiedenheit zu überzeugen. Während die Gregarinensichelkörper nämlich grünlich weiss und vollkommen homogen erscheinen, ohne Kern und selbständige Bewegung, von untereinander verschiedener Form und verschiedener Grösse, sind die Sichelkeime der Monosporen weisslich grau, fein granulirt, durch einen schönen, ohne mechanische und chemische Hülfe erkennbaren Kern und selbständige Bewegung, durch gleiche Form und gleiche Grösse ausgezeichnet. Sehr schön konnte dies Bütschli (s. No. 28) an der Eimeria aus dem Darm von Lithobius forficatus beobachten, wo er die Sichelkeime völlig reif, sowohl in einer Cyste wie im freien Zustande, antraf.

Da also in den beiden Sporenarten, den Gregarinensporen und der Monospore der Coccidien, die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen, so liesse es sich vielleicht empfehlen, statt der Bezeichnung Monospore diejenige zu wählen, welche dem Gebilde zukommt, nämlich Cyste. In dieser sind demnach die Sichelkeime, welche ja auf ähnliche Weise entstehen wie die Gregarinensporen, nämlich durch eine Art Sporulationsprocess (s. Bütschli's Sporozoa p. 565), als Sporen zu betrachten, welche direkt zur freien Coccidie auswachsen, wenn wir für sie überhaupt den Ausdruck Spore beibehalten wollen; denn es besteht zwischen diesen unbeschalten Coccidiensporen und den beschalten Dauersporen der Gregarinen ein durchgreifender Unterschied. Während jeder der letzteren eine feste Schale zum Schutz des jungen Sporenkeimlings gegen mechanische und chemische Einwirkung und eine Reservekörnermasse zur ersten Nahrung mitgegeben ist, zehren jene unbeschalten Coccidiensporen bis zur völligen Reife alle gemeinsam von der Reservekörnermasse in der Cyste. Bei den Gregarinen scheinen die Sporen, bei den Coccidien die verhältnismässig sehr kleinen Cysten dazu bestimmt zu sein, den Parasiten von einem Wohntier auf ein anderes zu verpflanzen; denn diese Cysten besitzen zum Teil eine so resistente Hülle, dass z. B. nach Kaufmanns Angaben die Cystenhaut von Coccidium oviforme nicht durch HCl, HNO_3, KHO, ja nicht einmal durch H_2SO_4 zerstört wird, und man hier gegenüber den wenig resistenten Cysten der Gregarinen fast von Dauercysten sprechen könnte.

Dem Tribus der Monosporen stellt SCHNEIDER den der Oligosporen und Polysporen gegenüber. Beide letztere Abteilungen entwickeln in der Cyste Dauersporen, welche in ihrem Innern dieselben Verhältnisse zeigen wie die Gregarinendauersporen, nämlich einen stets vorkommenden fein granulirten, weisslich grauen nucléus de relicat oder Keimanlage und vollkommen helle, homogene Reservekörper. Während bei den Polysporen (Klossia) die Bildung der Sporen eine sehr bedeutende ist, beschränkt sie sich bei den Oligosporen auf nur wenige, so bei Cyclospora und Isospora auf 2 und bei Coccidium auf 4.

Bemerkenswert ist noch als charakteristisch für die nahe Verwandtschaft der monocystiden Gregarinen mit diesen Oligo- und Polysporen das gleiche Aussehen und Verhalten der Cysten von M. minuta und Cyclospora, indem sich in der länglich ovalen Cyste beider der Inhalt von beiden Polen zu einem kürzeren Oval nach der Mitte hin zurückzieht. Somit stellt überhaupt Mon. minuta durch seine kugelige Form einerseits und die vollkommene spindelförmige Ausbildung seiner Dauersporen anderseits eine sehr wichtige Uebergangsform zwischen Gregarinen und Coccidien im allgemeinen dar. Es stehen also diese beiden Abteilungen der Coccidien, die Oligo- und Polysporen, abgesehen von nebensächlichen Charakteren, vorwiegend auf Grund der Ausbildung von Dauersporen den eigentlichen Gregarinen genetisch viel näher als die monosporen Coccidien (Orthospora und Eimeria) mit ihren unbeschalten Sporenkeimen.

Indem ich nun diese Arbeit, zu der ich die Untersuchungen schon am 16. August im allgemeinen beendigte, hiermit schliesse, drängt es mich noch, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. ERNST HAECKEL und Herrn Dr. ALFRED WALTER für ihr liebenswürdiges, hülfreiches Entgegenkommen meinen innigsten Dank auszusprechen.

Erläuterung der Figuren.

Fig. 1. Monocystis cristata; Rückwärtsströmen des körnigen Inhaltes in der Pfeilrichtung.

Fig. 2. M. cristata; sehr junges Tier; *a* Vorwärts-, *b* Rückwärtsströmen des körnchenfreien Plasmas.

Fig. 3. M. porrecta; Vorderpol derselben mit Kutikular- und Fibrillarstreifung.

Fig. 4. M. porrecta; noch ziemlich jung.

Fig. 5. M. porrecta; encystirungsreif. NB. Auf der Zeichnung ist hinsichtlich der Gregarinenkörnchen und Samenfäden bisweilen nur der vordere Teil ausgeführt wie bei Fig. 6, 7, 13, 14, 15.

Fig. 6. Mon. cuneiformis. (s. 5.) n. sp.

Fig. 7. M. cuneiformis; mit vorgestrecktem Vorderpol. (s. 5.)

Fig. 8. M. agilis; jung.

Fig. 9. Mon. minuta, n. sp.

Fig. 10. M. minuta; encystirend.

Fig. 11. M. minuta; encystirt.

Fig. 12. Sehr junge bewegliche Gregarine in 3 verschiedenen Bewegungszuständen.

Fig. 13. Mon. porrecta; durch Einschnürung in Teilung begriffen.

Fig. 14. M. porrecta; am Vorderpol ist das Spermatozoenkleid gesprengt und der Inhalt zum Teil kugelig hervorgequollen.

Fig. 15. M. porrecta; sich einschnürend.

Fig. 16. Teilcyste von M. porrecta mit Sporenkleid.

Fig. 17. Doppelcyste von M. porrecta; deren Spermatozoenkleid gleitet nach rechts ab.

Fig. 18. Doppelcyste mit Sporen von verschiedener Grösse, aber gleicher Form; NB. Zeichnung nicht völlig ausgeführt.

Fig. 19. Cyste mit runden Sporoblasten.

Fig. 20. Cyste mit ovalen Sporoblasten.

Fig. 21. Cyste mit Sporulationsprodukten verschiedener Ausbildung und Lagerung.

Fig. 22. Ganz junge Sporen aus Cyste 21; *a* u. *b* mittel-, *c* randschichtig.

Fig. 23. Cyste mit runden Sporoblasten.

Fig. 24. Cyste mit Sporen, welche aus den vakuolenartigen Räumen der centralen Körnchenmasse in die peripherische Zone treten, wie Pfeile andeuten.

Fig. 25. Degenerirte Cyste mit Sporenschalenresten.

Fig. 26. Degenerirende Sporen (*a*—*e*).

Fig. 27. Sporoblastenelemente von Mon. magna.

Fig. 28. Sporoblast von Mon. magna.

Fig. 29. Centraler Teil aus einer Cyste von M. magna mit einem linksseitigen Sporulationsherde neben dem Kerne (s. pag. 726).

Fig. 30. *a*—*k* Sporen; die stufenweise Entwicklung des Keimlings darstellend; *l* eine gepresste Zelle mit hervorgequollenen fettartigen Körperchen.

Fig. 31 u. 32. Pseudosynamöbium von Spermamutterzellen mit einliegenden Sporen.

Fig. 33. Ein durch mechanische Einwirkung aus einer Spermamutterzelle frei gewordener Sporenkeimling.

Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36. } Eindringen von Sporen in Spermamutterzellen; *a* das voraufgehende, *b* das nachfolgende Stadium darstellend.

Fig. 37—41. Spermamutterzellen mit ganz jungen Gregarinen und Samenfäden auf verschiedenen Ausbildungsstufen.

Beiträge zur Morphologie der Schmetterlinge

von

Dr. Alfred Walter,

Assistent am zool. Institut zu Jena.

Hierzu Tafel XXIII und XXIV.

Erster Theil:

Zur Morphologie der Schmetterlingsmundtheile.

Einleitendes.

Als werthvolle Handhabe zur Classifikation der Insekten waren schon den Forschern des vorigen Jahrhunderts die Mundtheile dieser Gliederthiere wohlbekannt.

Die differentesten Typen derselben, die beissenden und saugenden Mundtheile, schienen sich jedoch als weitgetrennte unvereinbar gegenüber zu stehen.

1816 erst gelang es dann Savigny, die Homologie dieser Organe an sämmtlichen Ordnungen der Insekten durchzuführen, auch an allen saugenden Kerfen die gleichen Theile nachzuweisen, die den Mundapparat der beissenden zusammensetzen. — Bis heute basiren wir stets bei ähnlichen Untersuchungen auf der grundlegenden Arbeit jenes französischen Zoologen.

So bedeutsam der durch Savigny errungene Fortschritt für die richtige Auffassung unserer Arthropodenklasse wurde, so fehlten, auch nachdem derselbe gemacht war, doch allenthalben noch die vermittelnden Uebergänge, die Anknüpfungspunkte, zwischen den mannigfachen Variationen des im Wesentlichen zwar gleichen Grundplanes. Sehr viel weiter sind wir darin auch eben noch kaum gekommen, obgleich zu Savigny's Untersuchungen eine Menge, zum Theil auch interessanter Details gefügt, manches er-

gänzt, einiges aus denselben auch berichtigt worden ist. Die weitgehendste Eigenart zeigt unfraglich unter sämmtlichen Kerfmundtheilformen der typische Saugapparat der Lepidopteren, so dass bislang noch nirgend ein Anklang an Formen anderer Ordnungen bekannt geworden ist. Der Grund hierfür ist wohl in der grossen Einförmigkeit zu suchen, welche die Mundwerkzeuge in dieser Ordnung bieten, so artenreich dieselbe ist. Sagt doch Ratzeburg in seinem trefflichen Werke: Die Forstinsekten Theil II, die Falter, pag. 2 Anm. 2 „Unter allen Insekten gewähren die Falter die geringste Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Mundtheile, und viele Gattungen bieten wenige oder gar keine Unterschiede darin. Deshalb wird ihnen bei diesen auch nicht so ausführliche Beschreibung eingeräumt" etc. — Sehen wir von den vorwiegend nur für die speciellere Anordnung verwerthbaren Verschiedenheiten der Labial- und Maxillarpalpen ab, sowie von den Fällen reducirter Mundorgane, den kurzrüsseligen oder sogenannt rüssellosen Arten, so ist in der That die unter allen Makro- und dem allergrössesten Theile der Mikrolepidopteren herrschende Monotonie so gross, dass eine eingehende vergleichende Untersuchung kaum werthvolle Resultate zu versprechen scheint. Trotzdem begann ich vor zwei Jahren eine solche, damals schon überzeugt, dass die sorgfältig gesammelte Summe der geringfügigsten Differenzen, sowie die verschiedenen Stufen der Reduktion, die wir in einzelnen Schmetterlingsgruppen an den Mundtheilen beobachten, endlich einen Anhalt zum Schlusse auf die Ausgangsformen liefern dürften. Meine Hoffnung hat sich nun fast über das Erwartete bestätigt, indem ich endlich an einzelnen niedersten Formen die Ausgangsverhältnisse noch vollständig erhalten gefunden habe. Freilich erst nachdem ich etwa dreihundert Species einheimischer Schmetterlinge in einer Individuenzahl von mindestens siebenhundert Exemplaren präparirt und vergleichend studirt hatte.

Die richtige Deutung von Oberlippe, Epipharynx und Mandibeln der Schmetterlinge.

Indem die angeführte Gleichartigkeit in der Zusammensetzung der Lepidopterenmundtheile bisher eben die Untersucher sich meist mit einer geringen Formenzahl begnügen liess, ist auch bislang ein von Savigny begangener Fehler in der Deutung unberichtigt geblieben. Zwei Stimmen, auf die ich gleich unten zu sprechen komme, haben denselben freilich schon vor etwa vier bis fünf Jahren berührt, ohne indes ihre Ansicht zur Geltung bringen zu

können, da ich in den später erschienenen Arbeiten über den gleichen Gegenstand, so bei KIRBACH 1883 stets wieder die alte Deutung beibehalten finde. Ich habe hierbei SAVIGNY's Deutung der Oberlippe und der Mandibeln bei den Schmetterlingen im Auge.

Eine unpaare, mehr oder weniger dreieckige, meist membranös, selten stärker chitinöse, mit feinen Börstchen besetzte Platte, die sich vom Clypeus in der Mitte seines Randes abzugliedern schien, ward von SAVIGNY der Oberlippe anderer Insekten gleichgeachtet. Zwei seitlich von dieser angebrachte, resp. vorragende, ebenfalls annähernd dreieckige, meist am Innenrande concave Plättchen, mit dichtem Besatze starrer Borsten, sollten dann die reducirten Mandibeln darstellen. MEINERT in Kopenhagen und TICHOMIROW in Moskau haben, letzterer im Jahre 1877, ersterer 1880, die Meinung geäussert, dass jene von SAVIGNY als Mandibeln angesprochenen Stücke nicht wohl solche sein könnten, sondern zur Oberlippe gehören, und TICHOMIROW wollte dann in der Oberlippe der früheren Autoren ein Analogon des Epipharynx niederer Insekten sehen. MEINERTS Arbeit: Sur la conformation (des organes buceaux) de la tête et sur l'interpretation des organes buceaux chez les Insectes, ainsi que sur la systematique de cet ordre; in: Entom. Tidsskr. I Vol. p. 147—150, 1880, habe ich leider nur nach dem Referate im zool. Jahresberichte in kurzer Inhaltsangabe kennen gelernt und bin daher mit den Gründen nicht bekannt, die MEINERT für die ausgesprochene Ansicht etwa bringt, sowie ob auch er in der früher sogenannten Oberlippe den Epipharynx sehen will (worüber das Referat nichts bringt).

TICHOMIROW stützt sich in seiner Abhandlung: Ueber das Köpfchen von Bombyx Mori (vgl. No. 36) ausschliesslich auf die Lagerungsverhältnisse. — Wie schon erwähnt, scheint der Ausspruch beider Autoren unberücksichtigt geblieben zu sein, und schiebe ich das darauf, dass beide beim weiteren Homologisiren bezüglich der Mandibeln Fehler begangen haben, oder jedenfalls zu wenig beweisendes bringen konnten, da sie beide einzig Grossfalter, TICHOMIROW nur wenige Arten dieser, untersuchten. TICHOMIROWS Arbeit ist zudem bloss in russischer Sprache geschrieben und wohl aus diesem Grunde vielleicht den späteren Autoren unzugänglich gewesen. Im zoologischen Jahresberichte für 1880 sind die Resultate durch falsche Uebersetzung etwas entstellt. Es heisst dort, dass nach TICHOMIROW Bombyx mori die Oberlippe völlig fehlt und das als solche angesehene Organ ein Epipharynx sei, während TICHOMIROW gerade für Bombyx mori den Epipharynx gar nicht

erwähnt, sondern die Deutung der sogenannten Oberlippe als Epipharynx ganz allgemein, für sämmtliche Schmetterlinge gültig ausspricht, und zwar auf Grund der Untersuchung einiger Tagfalter, speciell des Gonopteryx Rhamni.

Die von SAVIGNY als Mandibeln gedeuteten Theile sind nun in der That keineswegs paarige getrennte Stücke. Starke Verhornung ihrer Ränder, bedingt durch den Ansatz zahlreicher und steifer Borsten, liessen eine selbständige Abgliederung vortäuschen. Sie hängen in der Mitte gleichmässig zusammen und stellen somit nichts anderes dar, als die stark vorspringenden Ecken einer tief ausgeschnittenen Oberlippe.

Das früher als Oberlippe bezeichnete Organ ragt unter dem concaven Rande des Mitteltheiles jenes echten Labrums vor. Es ist mit der Unterseite der Oberlippe auf der kurzen Strecke, die die Schmalheit der Lippe liefert, verwachsen und somit zweifellos ein Epipharynx. So deutlich ich dieses Verhalten an zahlreichen Präparaten erkennen und überhaupt jederzeit demonstriren kann [1]), so vermag ich jetzt den Beweis dafür dadurch absolut zwingend zu führen, dass ich echte Mandibeln, und zwar auch in noch wohlgebildeter Form, gleich denen beissender Insekten bei Schmetterlingen aufgefunden habe.

MEINERTS und TICHOMIROWS Angaben vom Vorkommen dieser Organe bei einzelnen Grossfaltern kann ich nicht beipflichten. MEINERT schreibt sie den Gattungen Smerinthus und Zygaena zu, die ganz allein damit versehen sein sollen. Es fällt an sich schon auf, dass ein Organ, welches allen niederen Insekten eigen ist, unter den Schmetterlingen einzig zweien Genera von Grossfaltern zukommen, allen übrigen, auch den zweifellos niederer als jene zwei organisirten, fehlen sollte.

Ich habe nun aber eine Reihe von Arten aus den Gattungen Smerinthus und Zygaena, den Smerinthus Populi auch im Puppenstadium, untersucht und bei ihnen ebenso wenig als bei irgend einem anderen Grossfalter etwas entdeckt, das ich sicher als Mandibeln in Anspruch nehmen dürfte. Kleine Höcker oder Vorsprünge finde ich zwar oft an den Genä oder Wangentheilen des Kopf-

---

[1]) Besonders günstig sind zum Erkennen dieser Lagerungsverhältnisse die höheren Schmetterlinge, namentlich Tagfalter, da hier die Organe bedeutendere Dicke der Wandungen besitzen und so die Grenzlinien deutlicher hervortreten lassen, während ihre Zartheit bei Kleinschmetterlingen ein sicheres Auseinanderhalten oft äusserst schwierig macht.

skeletes, am deutlichsten in Form kleiner Zäpfchen bei Sesia apiforme. ' Da sie jedoch keinen Charakter der Insektenmandibeln an sich tragen, namentlich nicht einmal durch ein Gelenk selbständig abgegliedert sind, kann ich mir keinerlei Berechtigung zugestehen, sie als Mandibeln zu bezeichnen, sondern halte sie zunächst für blosse Erhabenheit am betreffenden Skelettheile. Vielleicht liesse es sich an einer Reihe von Puppenstadien sicher entscheiden. Eben derartige Vorsprünge hat auch Tichomirow für Bombyx mori als höckerförmige Mandibelreste beschrieben und abgebildet. Die Lage, welche Tichomirow als einzigen Grund für ihre Mandibelnatur anführt, befürwortet dieselbe keineswegs, wenn wir auf die Fig. 2 blicken, in der jene Höcker mit ihrer Spitze unter die Mundöffnung zu stehen kommen, während die wirklichen Schmetterlingsmandibeln, auch in Reduktionsstadien stets über derselben, dicht unter den Oberlippenecken liegen.

Allen Grossschmetterlingen spreche ich somit vorläufig das Vorhandensein von Mandibeln auch in rudimentärer Form ab. Sie sind hier mit der höheren Ausbildung des Rüssels ausser Funktion gesetzt und auf Kosten dieses bis zum Schwunde eingezogen. Ueberhaupt scheinen ja die Oberkiefer unter allen Theilen des Kerfmundapparates für die Reduktion am meisten empfänglich zu sein. Man denke z. B. an die Dipteren, wo sie in zahlreichen Gattungen vollkommen fehlen, während das erste Maxillenpaar, das gleichfalls bei den Zweiflüglern häufig eingeht, doch stets noch Reste in den Maxillarpalpen erkennen lässt.

Die echten beissenden Mandibeln niederer Micropteryginen.

In einer Gattung oder Familie der Kleinfalter Micropteryx, einer Gruppe, die ich schon in meiner Dissertation über den Palpus maxillaris Lepidopterorum in Uebereinstimmung mit Speyer auf Grund der mächtig entwickelten Maxillarpalpen als niederste Lepidopteren angesprochen hatte, finde ich wirkliche Mandibeln und zwar noch in der Form echter Kauladen, gleich denen der beissenden Insekten. Unter Oberlippe und Epipharynx (die hier von bedeutender Grösse und mit einander enger als bei andern Lepidopteren zusammenhängend sich finden) liegt hier das Mandibelpaar die Mundöffnung übergreifend. Mächtige Hornzähne an den einander zugewandten Schneidenrändern, die typischen Gelenkhöcker zur Einfügung an den Genä oder Wangentheilen des Kopfes schliessen jeden Zweifel an der Deutung aus.

Sehen wir auf eine der Mandibeln von der Fläche aus, so erscheint sie als dunkle Hornplatte mit stark convexem oberen und stark concavem unteren Rande, an dem äusseren der Einlenkung dienenden Ende schmäler, dagegen am Schneidenrande breit und zwar durch die Concavität des Unterrandes an der unteren Ecke ausgezogen, somit etwa axtschneidenförmig. Am oberen Theil der Schneide fallen gleich einige starke Hornzähne auf, während der untere Theil fein kammförmig gerieft erscheint. Bei geeigneter Stellung und durch Wenden des freipräparirten Organes überzeugt man sich dann leicht, dass dasselbe keine dünne Platte, sondern einen Körper von auch leidlichem Dickendurchmesser darstellt, so dass die Schneide nicht durch eine gezähnte Linie, sondern durch eine Fläche gebildet wird. Dieselbe ist an ihrer oberen nach aussen gewandten Ecke am breitesten, unten sich verschmälernd. Die in der Flächenlage untere, d. h. der Mundöffnung zugewandte Flächenkante der Schneide fällt, oben mit convexer Ecke beginnend, ziemlich gerade ab, springt über die andere vor und ist in ihrer ganzen Ausdehnung zahnlos, blos fein gerieft, etwa fein kammförmig. An der oberen, der Oberlippe, resp. dem Epipharynx zugewandten Kante entspringen an der gegen die der unteren zurückstehenden Ecke einige starke leicht hakig gebogene Hornzähne, hinter denen am oberen Theil der Schneidenfläche, vor der unteren gerieften Kante sich noch eine oder zwei Reihen solcher unterscheiden lassen, so dass wir im ganzen etwa 12—15 Zähne an jeder Mandibel zählen. Nach unten hin geht dann die Zähnelung dieser Kante gleichfalls in feine kammförmige Riefung über und läuft die Kante endlich in der unteren Ecke mit der anderen zusammen. Ob zu der inneren Zahnreihe gleichfalls eine nach unten in Riefung übergehende Leiste gehört, kann ich wegen starker Verhornung der gezähnelten Kante nicht ermitteln. Die obersten Zähne sind bei weitem die stärksten, tiefer als die übrigen entspringend. — Die Befestigung der Mandibeln an den Genä geschieht durch zwei starke Gelenkhöcker und eine Gelenkpfanne, letztere an der unteren Ecke der Basis. In Folge der Dicke des Organes fallen die Gelenkhöcker in verschiedene Ebenen und wird auch hierin eine Uebereinstimmung mit den Mandibeln der Raupen und anderer beissender Insekten gegeben. An den Genä finden sich den Gelenkhöckern der Mandibeln entsprechende Gelenkgruben.

Die übrigen primitiven Mundtheilverhältnisse der niederen Micropteryginen.

Auch die übrigen Mundtheile der niederen Micropteryginen bezeugen ein höchst primitives Verhalten. Am ersten Maxillenpaar von Micropteryx Caltella, Aruncella, Anderchella und Aureatella sind Cardo und Stipes als zwei deutlich getrennte Stücke vorhanden. Ersterer ist bei M. Caltella und Aruncella im Verhältniss zu letzterem grösser als bei Anderschella und Aureatella. Bei den letzteren zwei Arten ist der Cardo zwar noch ziemlich breit aber niedrig. Der Stipes ist stets von bedeutenderer Höhe als der Cardo, namentlich in den letzten Arten, während er in der Breite ihm etwa gleich ist. Vom Stipes entspringt nach aussen der mächtige sechsgliederige Palpus maxillaris, in doppelter bis dreifacher Kniebiegung die ganze vordere Gesichtsfläche und sämmtliche Mundtheile verdeckend. An seinem Grunde sind, und hier wohl einzig unter allen Schmetterlingen, zwei völlig getrennte Maxillarladen am Stipes angebracht. Die äussere repräsentirt die höchst primitive Anlage eines Schmetterlingsrüssels.

Als kurzes im oberen Theil weichhäutiges Zäpfchen, besitzt es hier etwa dreiseitig prismatische Form, durch eine sich zuspitzende innere Fläche. Diese ist als Anlage der späteren Rüsselrinne zu betrachten, zumal ihre Kanten eigenthümliche, an den beiden Rändern verschiedene Chitinanhänge besitzen. Die ganze äussere Oberfläche ist dicht mit feinen Börstchen bedeckt. Der basale Theil dieser Lade wird durch ein stärker verhorntes Stück gebildet. — Die Innenlade, vom Rüsselstummel ganz gesondert, ist stark hornig, von hornbrauner Farbe und von der Gestalt eines Hohlmeissels. Nur nahe ihrer Basis entspringen zwei bis drei Borsten. Betrachtet man den durch Einlegen in Nelkenöl möglichst stark aufgehellten Kopf eines solchen Micropteryx in toto, so sieht man, dass die beiden Hälften der Rüsselanlage weit auseinanderstehen, bloss mit ihren Spitzen convergirend, also noch keineswegs wie am typischen Rüssel sich mit ihren Innenrändern aneinanderlegen können, während die Innenladen mit ihrer Hohlrinne die inneren Theile der Unterlippe seitlich stützen. Die Aussenladen (resp. Rüsselhälften) sind länger als die inneren, überragen diese und die Unterlippe und erreichen mit ihren Spitzen einwärts strebend fast das Ende des Epipharynx.

An der Unterlippe entspringen vom Mentum nach aussen die dreigliederigen Labialpalpen. Bei den angeführten Arten ist unter den drei Gliedern dieser das mittlere das stärkste, von annähernd eiförmiger Gestalt. Mit verschmälert zugespitztem Ende lenkt es sich auf dem breiten oberen Ende des etwas kürzeren aber starken Basalgliedes ein. Sein breites obere Ende lässt endlich das kleine, bei M. Caltella mehr rundliche, bei Anderschella lang ovale Endglied sich ansetzen.

Die Basalglieder der Labialpalpen berühren sich bei den angeführten Arten ganz am Grunde, nach innen convergirend. Alle Glieder sind mit Borsten und einigen Schuppen ausgestattet. Nach innen von den Palpen gehen an deren Basis ein Paar mit sehr starken Borsten versehene Chitinblätter ab, die freien äusseren Laden der aus dem zweiten Maxillenpaar verwachsenen Unterlippe und reichen aufgerichtet bis etwa zwei Drittel der Länge des zweiten Palpengliedes. Ihr Innenrand setzt sich direkt mit den Innenladen in Verbindung. Letztere sind zu einem kurzen weiten Röhrchen verwachsen, welches durch grössere Höhe der hinteren Wand an der Spitze nach aussen geöffnet, also gleichsam oben schräg von innen nach aussen abgeschnitten erscheint.

Den äusseren vorderen Rand des Röhrchens bildet ein stark verhornter horngelber Halbring, der, sich verdünnend, endlich in die zartmembranöse Hinterwand übergeht. Auch am vorderen scheint den hornigen Theil noch eine feine Membran auszukleiden.

Wir haben hier somit im Gegensatz zu der schwachen, bloss durch eine dreieckige Chitinplatte repräsentirten Unterlippe der übrigen Schmetterlinge eine aus den röhrenförmig verwachsenen Innenladen des zweiten Maxillenpaares gebildete echte Ligula, wie bei manchen Hymenopteren, nebst freien Aussenladen, die den Paraglossae der Hymenopteren entsprechen. Die herauspräparirte Unterlippe, von der Innenseite betrachtet, bietet dem Verständniss der feinsten Details nicht geringe Schwierigkeiten, da beim genauen Feststellen der Begrenzungs- und Verwachsungslinien durch die leichte Faltbarkeit der zarten Membran sich gar leicht ein Fehler einschleichen kann, der allerdings von keinerlei Belang wäre. Während bei den meisten meiner durch leichten Druck deutlich gemachten Präparate die Randlinien der Innenwand gegen die oberen inneren Ecken des Ligularöhrchens zu laufen und eine mittlere Trennungs- resp. Verwachsungslinie nicht vorhanden zu sein scheint, kann ich an dem wohl intaktesten Präparate eine

solche auch auf der Innenseite erkennen, mit leichter Einkerbung in der Mitte des oberen Randes der Wand beginnend. Ein Theil der Innenfläche des Ligularöhrchens wird zudem durch eine rinnenförmige Bandleiste verdeckt, die sich eng an die Innenseite anlegt, mit ihr verwachsen ist und durch Lage, Form, sowie feine Anhänge oder Zähnchen der Ränder sich wohl einzig als Hypopharynx deuten lässt. Ob die Erweiterung am Grunde dieser Hypopharynxrinne den Ausführungskanal der Speicheldrüsengänge bildet, konnte ich an meinem bisher vorliegenden trockenen Material nicht sicher constatiren, so wahrscheinlich es mir scheint, zumal ja bei niederen Insekten der Hypopharynx stets in erster Linie als Leitorgan für die Ausführgänge der Speicheldrüsen dient, die an seiner Basis einmünden (siehe Menzbier: Das Kopfskelet und die Mundtheile der Diptern No. 18). Wenn ich Burgers (Contributions to the Anatomy of the Milk-Weed Butterfly Pl. I Fig. 5) vergleiche, der bei den Grossfaltern (speciell an Danais Archippus) die Endrinne der Speichelgefässe auf dem Grunde des Pharynx nicht mit Unrecht als Hypopharynx bezeichnet hat (nach Kirbach untere Rinne des Mundkanales), so scheint auch im Hypopharynx der niederen Micropteryginen eine grössere Annäherung an das Verhalten bei niederen Insekten gegeben. Die Halbrinne ist hier auf's innigste mit der Innenseite der Unterlippe verwachsen, und wenn ich am Totalbilde des Kopfes den Innenrand der Ligularöhre unter dem Epipharynx bis vor die Mandibeln vorreichen sehe, so muss ich wohl annehmen, dass hier auch der Hypopharynx bis vor die Mundöffnung reicht, wie bei allen anderen saugenden Insekten mit entwickelter Unterlippe, so den Diptern und Hymenoptern.

Oberlippe und Epipharynx weichen ebenfalls weit von der durch die übrigen Schmetterlinge so sehr gleichartigen, allgemein verbreiteten Form ab. Das mir bisher vorwiegend in trocknem und dann erweichtem Zustande vorliegende Material an Micropteryginen gestattete mir nicht, das Verhältniss beider Organe zu einander klar zu erkennen, da die ungemein starke Verhornung des Kopfskeletes auch bei grösstmöglicher Aufhellung in Nelkenöl und Creosot keinen genügenden Einblick gestattet und ich am ganzen Kopfe die Mundöffnung, deren genaue Stellung allein diese Verhältnisse sicher eruiren liesse, nie zur Ansicht erhalten konnte. Ich muss daher eine definitive Entscheidung auf eine Zeit verschieben, in der mir reichlich frisches Material zu Gebote steht und hier nur eine Schilderung des gesehenen mit Angabe des mir wahrscheinlichsten liefern.

Oberlippe und Epipharynx sind hier jedenfalls weit inniger miteinander verbunden, als bei den übrigen Lepidopteren, letzterer, wie mir scheint, bloss an der Spitze eine geringe Strecke frei. Er scheint zwischen zwei stark hornigen rinnenförmigen Seitenstücken der Oberlippe eingespannt, welche an ihren Basalecken den typischen Borstenbüschel sitzen haben, wie er den Oberlippenecken aller Schmetterlinge (den Mandibulae Ant.) zukommt.

Ob bloss die zwischen den Enden jener gehöhlten Chitinstücke oder Randleisten vorragende, bloss feine Börstchen tragende Spitze des Epipharynx ganz unbedeckt ist, sich also dann die convergirenden Lippenecken durch eine membranöse Lippenoberfläche verbinden, oder ob die ganze zwischen jenen Stücken liegende Membran dem oben unbedeckten Epipharynx entspricht, ist der Fragepunkt, über den ich noch keine Gewissheit mir verschaffen konnte. Eine feine Wellenlinie in der Gegend der Borstenbüschel quer über das Organ laufend, könnte für letzteres sprechen, doch scheint ebenso und zwar meist deutlicher zwischen den Spitzen der seitlichen Hornleisten eine feine Linie über die Epipharynxspitze wegzugehen. Von der Unterseite gesehen, ist eine in der Mitte durch eine senkrechte Linie getheilte Membran als Epipharynxtheil sichtbar und halte ich es daher für wahrscheinlicher, dass wirklich von oben her der Epipharynx bis auf die äusserste Spitze von einer Oberlippenmembran mit verhornten gehöhlten Rändern überdacht ist. An reichlicherem und besserem Material hoffe ich, wie gesagt, in Zukunft auch diese Frage endgültig zu entscheiden. —

Die Mundtheile der höheren Micropteryginen.

Die hier geschilderten primitiven, vom bisher bekannten Typus der Schmetterlingsmundtheile weit abweichenden Verhältnisse gelten indes nicht einmal für alle Micropteryginen. Diese Gruppe bietet vielmehr zwei von einander bedeutend verschiedene Typen, deren jedem eine Reihe der von mir untersuchten Arten angehört. Alle kleineren Formen Micropteryx Caltella, Aruncella, Anderschella und Aureatella zeigen die eben beschriebenen Verhältnisse. Denen der höheren Schmetterlinge sich nähernde dagegen die grösseren Arten, Micropteryx Fastuosella, Purpurella und Semipurpurella.

Bei letzteren fehlen bereits die Mandibeln in Form von hornigen bezahnten Kauladen. Ein Paar unter Oberlippe und Epipharynx, aber über der Basis des ersten Maxillenpaares liegende Stücke, deren innerer oder Schneiderand eine feine ungezähnelte

Linie ist, lassen sich wohl nur als die in Reduktion begriffenen Mandibeln auffassen, zumal sie an den Genä angebracht und noch von ziemlich bedeutender Grösse sind.

Am ersten Maxillenpaare ist der Palpus maxillaris noch ebenso entwickelt sechsgliedrig, wie bei den niederen Formen. Die Innenlade der Maxille ist indes völlig geschwunden. Als einzige Maxillarlade zeigt sich hier ein zwar noch kurzes, aber typisch entwickeltes und leicht rollbares Rüsselchen. Beide Hälften des Saugers legen sich mit den Rändern ihrer hohlen Innenseiten eng aneinander, durch letztere den Saugkanal zusammensetzend. Die Rüsselrinne jeder Hälfte besitzt auch schon die typische Wandauskleidung mit parallelen Chitinverdickungen, welche allerdings erst sehr zart sind und, der Verschluss wird ebenfalls schon durch die bekannten Verschlusshaken und Haare gebildet. Die äussere Oberfläche jeder Rüsselhälfte decken feine Haare oder richtiger Börstchen, die regelmässig in Reihen geordnet sind und durch ihre stark hornigen Basen sich schon zum Anfang von Streifungen verbinden, wie sie auf dem Rüssel höherer Lepidopteren als starke Bänder und Platten die Oberfläche verstärken.

An der Unterlippe ist das stark entwickelte Mentum nach aussen oben in zwei Zipfel gespalten, von denen die dreigliedrigen Labialpalpen abgehen, welche schlanker und verhältnissmässig länger sind, als bei den niederen Micropteryginen, auch bedeutend stärker divergiren und an der Gesichtsfläche aufwärts streben. Die zwei ersten Glieder der Palpen sind lang cylindrisch, dagegen das Endglied gegen das freie Ende keulenförmig leicht verdickt. Das Mittelglied ist auch hier das längste, das Endglied das kürzeste, steht dem basalen aber nur wenig nach, wie die Längendifferenzen der Glieder bei allen Micropteryginen nur geringe sind. Zwischen den Palpen sieht man, von aussen auf die Unterlippe blickend, den eigentlichen Lippentheil als lang ausgezogenes, schmal zugespitztes Gebilde, ohne gesonderte freie Aussenladen, vorragen. Nur an der Basis in der Mitte leicht verhornt, ist es im übrigen Theil membranös und hell, mit feinsten Börstchen besetzt. Betrachtet man sodann die isolirte Lippe von der der Mundöffnung zugewandten Innenseite, so erkennt man, dass dieselbe wenigstens im unteren Theil eine Rinne bildet. In der unteren Hälfte ist endlich noch eine gesonderte in diese gelegte Halbröhre oder Rinne kenntlich, die ihrer Lagerung an der Innenfläche nach wohl nur als Hypopharynx anzusprechen ist. Da sich die lange Unterlippe von unten her eng an den Zusammenschluss

der Rüsselhälften anlegt und ziemlich genau bis in eine Linie mit der Spitze des Epipharynx vorragt, so kann sehr wohl diese Hypopharynxrinne gerade an den Beginn des Rüsselkanals treffen, wohin die sogenannte untere Schlundrinne der höheren Schmetterlinge Hirbachs, der Hypopharynx Burgers' mündet.

Auch Oberlippe und Epipharynx weichen von der Form der Organe bei den niederen Micropteryginen ab, ohne indes, wie die ersten Maxillen und die Unterlippe, sich mehr an das Verhalten der übrigen Schmetterlinge anzulehnen. Die stark verhornten, nach innen umgeschlagenen Ränder der Oberlippe fehlen und auch die typischen starken Borstenbüschel der Ecken, statt deren sich nur einige starre Borsten, nebst einigen Schuppen finden. Micropteryx Purpurella und Semipurpurella scheinen mir für die oben angeführte Ansicht zu sprechen, dass nämlich bei den Micropteryginen bloss die Spitze des Epipharynx frei ist, derselbe in seiner übrigen Ausdehnung von der Oberlippe bedeckt, resp. mit ihrer Unterfläche verwachsen ist. Das ganze, beide Organe darstellende etwa fünfeckige Blatt ist auf seiner Oberfläche ziemlich stark verhornt. Vor der Spitze ist die Verhornung durch eine feine Bogenlinie begrenzt. Die membranöse Epipharynxspitze ragt unter ihr vor, einzig mit feinsten Börstchen besetzt, während dem verhornten Theil bei M. Purpurella einzelne starre Borsten, bei Semipurpurella auch Schuppen aufsitzen. Bei M. Fastuosella fehlt die starke Oberflächenverhornung, so dass die Grenze der oberen und unteren Lamelle noch undeutlicher wird, und ist das ganze Blatt mit feinen Börstchen besetzt. — Auch hier muss ich mich mit der bestimmten Deutung, obgleich ich angeführte für richtig ansehe, so lange in einiger Reserve halten, bis ich an reichlichem Materiale durch Maceration in Kalilauge die Trennung der Lamellen habe versuchen können. Bei Dipteren ergiebt ja auch erst diese Behandlungsweise sicher Oberlippe und Epipharynx für sich gesondert.

Die Mundtheile von Tinea Pellionella und Tineola Biseliella.

Durch die echten Mandibeln von Micropteryx auf diese Organe aufmerksam gemacht, untersuchte ich sodann einige Formen aus der Familie der den Micropteryginen mit am nächsten stehenden Tineinen. Zuerst fand ich die Oberkiefer bei Tineola Biseliella auf, deren Mundtheile manch' morphologisch eigenthümliches darbieten und daher an diesem Orte wohl eine Beschrei-

bung verdienen. Vollkommen rechtfertigen auch sie die im neueren System eingeführte generische Trennung der Tineola vom nahe verwandten Genus Tinea, aus welchem Tinea Pellionella durch die übereinstimmende Lebensweise ihr am nächsten steht, so dass beide vom Nichtkenner als Kleidermotte zusammengeworfen werden. — Während nun Tinea Pellionella, die gemeine Pelzmotte, einen wenn auch kurzen und einfach gerollten, so doch typisch gebildeten Schmetterlingsrüssel besitzt, dessen Rinnenhälften die charakteristische Wandbekleidung durch gleichartige parallele Chitinbänder zeigen, ist bei Tineola Biseliella (der mehr den Wollstoffen als eigentlichem Pelzwerk verderblichen Motte) kein eigentlicher Sauger vorhanden. Die Maxillarladen stehen bei ihr weit auseinander zu beiden Seiten der Mundöffnung und bestehen in kurzen Zäpfchen, die gegen das Ende hin durch starke Wölbung der Aussenseite verbreitert, denn endlich in ein kurzes Spitzchen auslaufen. Von einer Rüsselrinne ist absolut keine Spur vorhanden. Die Wandungen des ganzen Organes sind vollkommen homogen und anhangslos. Blos die Endspitze trägt etwa drei der typischen Rüsselanhänge oder Tastzäpfchen primitivster Form (primitivste Saftbohrer nach Breitenbach), als kleine Chitinspitzchen, die von der Mitte eines niederen Sockels sich erheben. Was die Lage der Maxillarladen anlangt, so wenden sich die Ladenstummel der Tineola nur wenig nach aussen, sondern richten sich mit wenig aufstrebender Spitze von beiden Seiten her fast horizontal gegen einander, so den Eingang zur Mundöffnung begrenzend. — Während Tinea Pellionella einen deutlich fünfgliedrigen Maxillartaster besitzt, ist der der Tineola Biseliella blos viergliedrig. Unter diesen ist das Basalglied das stärkste und umgreift mit den vorspringenden Ecken seines Oberrandes die Basis des zweiten Gliedes ein wenig, welches unter allen vier das kürzeste ist. Gleich dem etwas längeren dritten ist es von cylindrischer Gestalt. Das Endglied endlich, dem vorhergehenden an Länge ziemlich gleich, besitzt lang ovale oder Eiform. Die Gesammtlänge der Maxillarpalpen von Tineola Biseliella ist eine viel geringere, als die bei allen echten Tinea-Arten. Bei Tineola biegen sie nur leicht nach oben, den oberen Gesichtsrand kaum erreichend, während bei Tinea durch die Länge der fünf Glieder (deren viertes namentlich von kolossaler Länge, drei der anderen zusammengenommen etwa gleich ist), die Palpen eine doppelte Kniebiegung bilden müssen. Erst vorstrebend biegen sie dann an der Gesichtsfläche nach oben, von deren Rand sich wieder nach unten um-

knieend, so dass die beiden Endglieder wieder nach unten gerichtet sind und die Gesichtsfläche mit allen Mundtheilen von aussen oben her verdecken. Hierin ist noch eine grössere Annäherung an die niedersten Formen, speciell die Micropteryginen, gegeben. Bei Tineola bedecken helle Schuppen die drei oberen Glieder des Maxillarpalpus. Das Basalglied trägt an seiner Basis innenseits die für die meisten Microlepidopteren typische Borstengruppe. Diese kommt an gleicher Stelle auch Tinea zu, an den übrigen Gliedern sind hier aber zwischen die in der Hauptsache den Palpus kleidenden Schuppen einzelne starre Borsten eingestreut.

Die Labialpalpen zeigen sich bei Tinea länger und schlanker, als bei Tineola. Die Verhältnisse der Gliederlängen sind bei beiden ziemlich dieselben, das Endglied das kürzeste, das Mittelglied am längsten, alle Glieder aber bei Tineola relativ kürzer und dicker als bei Tinea.

Oberlippe und Epipharynx stimmen bei beiden Formen in der Hauptsache überein. Die für die Lepidopteren ausser Micropteryx typische Form derselben ist schon vorhanden, die Ecken der Oberlippe (Mandibulae Ant.) stark vorspringend und mit starren Borsten an den Innenflächen bekleidet. Der Epipharynx ist stark ausgedehnt, am freien Rande noch mehr gewölbt als spitz und sehr zarthäutig, bei Tineola scheinbar weniger stark vorspringend, mehr flach saumförmig als bei Tinea. Die Grenze der Oberlippenmitte über der Epipharynxbasis ist bei der Zartheit dos Objektes schwer festzustellen, und der Epipharynx noch enger mit der Oberlippe verbunden als bei den höheren Lepidopteren.

Die Reste echter Mandibeln bei den Tineinen und einigen anderen Kleinfaltergruppen.

Erst hatte ich bloss bei Tineola Biseliella die hier ziemlich auffälligen und wegen der Durchsichtigkeit des Kopfes leicht kenntlichen Mandibeln aufgefunden, konnte sie später in ganz ähnlicher Form aber auch bei Tinea Pellionella nachweisen. In beiden Fällen haben die Oberkiefer den Typus der Kauladen beissender Insekten und niederer Micropteryginen verloren. Sie erscheinen hier vielmehr als schmale ungefähr schwert- oder säbelklingenförmige Stücke, die mit etwas eingeknickter Basis an den Genä sich einlenken und zwischen die Oberlippenecken und die Maxillarbasen sich einschieben. Namentlich der fast gerade Aussenrand, der Klingenrücken ist, besonders im Basaltheil, verhornt,

von gelber Farbe, der Innenrand der Schneide dagegen eine zarte feine Linie. Namentlich der verbreiterte nach aussen oben gewölbte Endtheil der letzteren ist so zart, dass seine Contour bei Tinea erst nach vollkommenem Auslösen des Organes deutlich wird. Bei Tinea ist das freie Ende breiter als bei Tineola. Die Organe verrathen somit einige Aehnlichkeit mit den schwertförmigen Mandibeln mancher Dipteren. Fast ebenso geformt sind die Mandibeln auch bei den Hyponomeuta-Arten, dort nur in ihrem basalen Theile stärker verhornt, dunkelbraun, in der Spitzenhälfte aber ebenfalls ganz zart.

Die verhältnissmässig grösseste Aehnlichkeit in der Mandibelform mit der für die niederen Micropteryginen geschilderten, finde ich noch in der Tineidengattung Argyresthia, deren Arten wie jene meist eine sehr geringe Körpergrösse von höchstens einigen Millimetern besitzen. — Uebt man auf den in toto eingebetteten Kopf von z. B. Argyresthia Nitidella leichten Druck aus, so erkennt man leicht die Oberkiefer. Mit schmalem umgebogenen Basaltheile lenken sie sich an den Genä ein und schieben sich mit ihrem axtförmig verbreiterten freien Theile zwischen die Ecken der Oberlippe und die Maxillarbasen ein. Der Aussenrand jeder Mandibel trägt einige feine Haaranhänge, und die breite der Mundöffnung zugewandte Schneide lässt, wie es scheint, durch feine Härchen, eine dichte ganz feine Zähnelung erkennen.

Bei den Pyralo-Crambiden, die ja sämmtlich durch einen viergliedrigen Maxillarpalpus sich als ziemlich primitive Lepidopteren kundgeben, auch sämmtlich durch Schuppenbesatz auf der unteren Rüsselhälfte ausgezeichnet sind, ähnelt das Organ durch die schmale umgebogene Basis, die an den Genä inserirt, dem der Argyresthien. Das freie Ende ist indes mehr rund keulenförmig. Die Oberfläche des Organes ist z. B. bei Crambus Tristellus mit feinsten Härchen oder Börstchen bedeckt, die gegen die Basis hin stärker und dichter werden. Die Schneidenfläche, die freie Fläche des Endkolbens, scheint dagegen glatt, ohne Anhänge und Zähnelung. Ganz ähnlich fand ich die Mandibelreste bei Euryereon, Hydrocampa, einigen Chilonidae etc., kurz bei allen Pyralo-Crambiden.

Bei den Pterophoriden nähert sich die Form der Mandibeln mehr der bei Tinea und Tineola beschriebenen. Namentlich finde ich sie jener ähnlich bei Oxyptilus Pilosella, nur verhältnissmässig kürzer, den umgekrümmten Basaltheil höher, den Innenrand weniger gleichmässig glatt, und die ganze Oberfläche

abweichend von jenen Formen fein dicht behaart. Bei Mimaesoptilus (Pterophorus) Pterodactylus weicht sie darin mehr ab, dass jede Mandibel an der Umbiegungsstelle der Basis am stärksten ist und sich dann gegen das freie Ende hin immer mehr verschmälert.

Zur Morphologie des Genus Acentropus, speciell der Mundtheile seiner Arten.

Unerlässlich war es bei dem mir vorschwebenden Plane, auch diejenigen Kleinschmetterlinge in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, deren Metamorphose sich im Wasser abspielt. Zehn bis funfzehn Arten solcher, aus vier Genera beherbergt Deutschland.

Das entschiedenste Wasserthier ist unter diesen zweifellos Acentropus, da nicht allein seine Raupe und Puppe untergetaucht an Ceratophyllum submersum, selten an Potamogeton lebt, sondern auch die Imago sich nie weit vom Spiegel des Wassers entfernt. Herrn von Heynemanns Angabe, dass das flugunfähige Weibchen der süddeutschen Art sogar im Wasser schwimmend die Begattung erwarte, ist freilich nach brieflicher Mittheilung eines zuverlässigen Beobachters, des Herren Gerichts-Notar C. H. Reutti in Karlsruhe falsch, das Schwimmen nur als Nothlage zu betrachten. Doch soll das ♀ stets dicht über dem Wasserspiegel sitzen und das ♂ über demselben auf und nieder flattern. Ferner schrieb mir Herr Reutti, dass er nicht im Stande sei, an den Raupen von Acentropus Badensis Kiemenfäden zu erkennen, die Speyer und andre den Acentropusraupen zuschreiben, und dass auch Herr Professor Nüsslin darin nicht glücklicher gewesen sei [1]).

---

[1]) Nachträglich erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herren Reutti einige Exemplare in Alkohol conservirter Raupen des Acentropus Badensis und konnte gleichfalls trotz sorgfältiger Untersuchung absolut keine Kiemenfäden resp. Tracheenkiemen an ihnen auffinden. Ich muss somit ebenfalls, wenigstens für diese Art des Acentropus, die Angaben vom Vorhandensein solcher Organe entschieden in Abrede stellen, so wahrscheinlich mir bisher jene Angaben erschienen waren, zumal ja für unsere gemeine Paraponyx Stratiotata dieselben bei allen Autoren mit Bestimmtheit verzeichnet werden. — Auch im Uebrigen zeigen die Acentropusraupen keinerlei Sonderheit, sondern stimmen mit denen vieler Kleinfalter in allen Stücken überein, sowohl in den sechszehn Beinpaaren (incl. Nachschieber), als in den Antennen, Mundtheilen etc. Ob vielleicht die Stigmen irgend abweichendes aufweisen, konnte ich an meinem schon ziemlich alten Material nicht erweisen,

Nach einigen vergeblichen Bemühungen, mir Repräsentanten dieses interessanten Lepidopteren-Genus zu verschaffen, konnte ich endlich durch Dr. O. STAUDINGER in Dresden-Blasewitz einige hierher gehörige Exemplare, allerdings nur in trocknem Zustande beziehen. Mein Material bestand in vier ♂♂ von Acentropus Badensis Nolek. aus dem Bodensee und einem kurzflügeligen ♀ der gleichen Art, ferner einem ♂ von Acentropus Latipennis Möschl. (aus Sarepta) und einem defecten ♂ von Acentropus Germanicus Nolek. (aus Norddeutschland, Stralsund).

Sämmtliche Exemplare wurden vor der Präparation über nassem Sande vollständig erweicht und in Alkohol übertragen, wonach die Mundtheile ihre natürliche Form vollständig zeigen.

Wenn wir von den älteren Arbeiten über Acentropus, die seine Mundtheile mit behandeln, WESTWOOD und KOLENATI, wegen der mangelhaften und falschen Deutung der einzelnen Organe (Labialpalpen als Maxillarpalpen, Clypeus als Labrum etc.) absehen, so liegt uns aus neuerer Zeit einzig die Arbeit SPEYERS: „Ueber Acentropus", Stettiner entom. Zeitung 1869 p. 400 ff. vor. (Ob die englischen Arten Acentropus Hanconi und Garnonsii anatomisch untersucht sind, konnte ich trotz aller Bemühung nicht ermitteln und halte es daher für unwahrscheinlich). Da nun meine Untersuchung, trotz der Uebereinstimmung mit SPEYER, betreffs des wesentlichsten Schlussresultates, in den einzelnen Befunden einige Differenzen gegenüber jener Arbeit ergeben haben, nebst manchem neuen Detail, so dürfte ihre Bekanntmachung hier wohl am Platze sein.

Betrachtet man den in Nelkenöl stark aufgehellten Kopf des Acentropus Badensis ♂ in toto von oben, so erscheint die Mundöffnung unter dem vorspringenden Stirntheile weit nach innen gerückt, als breiter Spalt mit nach hinten ausgezogenen Winkeln, so dass der Innenrand eine Bogenlinie bildet. Sie wird direkt

---

bin auch mit den Variationen dieser Organtheile im specielleren Bau zu wenig betraut. Die bei Betrachtung mit blossem Auge scheinbar völlig nackten Raupen zeigen unter ziemlich starker Vergrösserung doch den Besitz einiger feiner Haare. Am zahlreichsten finden sich dieselben an den Brustfüssen, etwas spärlicher an den Abdominalfüssen und dem Nachschieber, sowie an den den Extremitäten entsprechenden Stellen der fusslosen Segmente. Der Rücken scheint der Haare völlig zu entbehren, mit Ausnahme des ersten Thorakal-, des Nackensegmentes, welches auch auf der Rückenseite einige Härchen trägt. Im Darm fanden sich Massen von Diatomeen, die wohl mit dem Futter aufgenommen sind.

von den Stipites der Maxillen derart begrenzt, dass die Basis der Maxillarpalpen gerade an die Mundwinkel zu stehen kommen.

Die beiden kurzen kümmerlichen Maxillarladen kann ich keineswegs wie SPEYER fadenförmig nennen. Es sind vielmehr dreieckige oder dreiseitig prismatische zapfenförmige Gebilde von ziemlich bedeutender Breite. Ein vollkommenes Zusammenschliessen derselben findet nicht statt und scheint der Spalt zwischen beiden an der Spitze am breitesten zu sein, wohingegen er sich an den Basen fast bis zum Zusammenstoss dieser verengt. Die Rüsselrinne ist nur andeutungsweise vorhanden. In der Ansicht von oben oder unten wird sie daran kenntlich, dass der Innenrand der Maxillarlade ziemlich stark verdickt erscheint. Das Zusammenfallen beider Ränder der Rinne lässt diesen Anschein entgegentreten. Von der typischen Auskleidung der Rinnenhohlfläche durch regelmässig parallele Chitinquerbänder, wie sie der Rinne jedes wohlentwickelten Rüssels zukommt, ist keine Spur vorhanden. An den Rinnenrändern werden die die ganze Oberfläche der Maxillarladen bedeckenden feinen Härchen etwas stärker und liefern mit feinster Zähnelung ein ganz primitives Stadium einer Verschlussvorrichtung beider Laden, die sich ja am entwickelten, zusammenschliessenden Schmetterlingsrüssel in hochausgebildeter Complication findet. Anhänge der Laden sind stets Härchen, Borsten und Tastzäpfchen, wozu noch einige Schuppen kommen. An der äussersten Spitze der Ladenstummel finde ich nur bei einem ♂ von Acentropus Badensis einige starke Borsten, während sie sonst bloss am Ende der Rüsselrinne, also auf dem inneren Rande der Spitze ein Tastzäpfchen trägt, im übrigen anhangslos ist. Von diesem ersten Tastzäpfchen durch eine kleine Lücke getrennt, beginnt dann am Aussenrand der Lade, diesen bis nahe zur Basis begleitend, eine Reihe von Tastzäpfchen (primitiven Saftbohrern BREITENBACHS). Sie bestehen aus einem ganz niedrigen cylindrischen Sockel, aus dessen Oberfläche, gerade in der Mitte, sich die Spitze der Centralmasse (BREITENBACHS) erhebt. Dieselbe erscheint als ganz kurzes, aber verhältnissmässig starkes, kegelförmig zugespitztes Zäpfchen. Die Zahl der Tastzäpfchen scheint nicht absolut constant zu sein. Sie richten sich, namentlich die tiefer stehenden, gegen die Rüsselspitze. Am Grunde der Maxillarlade ist deren äussere Fläche durch eine höcker- oder buckelartige Vorwölbung ausgezeichnet. Bis zu dieser Erhebung reichen die Tastzäpfchen, um auf derselben von starren, längeren Borsten abgelöst zu werden, welche aber auch noch von einem niederen

Sockel sich erheben. Diese Borsten sind bei Acentropus Badensis an dieser Stelle die vorwiegenden Anhänge. Dazu kommen einzelne Schuppen (die aber manchen Exemplaren zu fehlen scheinen). Bei Acentropus Latipennis dagegen finde ich ausschliesslich Schuppen und zwar spindelförmige und leicht schräg abgestutzte (welche überhaupt an den Mundtheilen von Acentropus vorwiegen), einen kleinen Busch auf jenem Vorsprung bildend. Bei dieser Art ist auch die Zahl der Tastzäpfchen grösser als bei A. Badensis und sind dieselben weniger in eine Reihe geordnet. Die gesammte äussere Oberfläche der Laden ist bei allen Arten mit feinsten Härchen bedeckt, die ja, wie schon bei Micropteryx Purpurella etc. angedeutet ward, das Material darstellen, aus dem am wohlgebildeten Rüssel sich die Chitinplatten und Bänder der äusseren Rüsselwand entwickelt haben. Der Rüsselkörper (Cardo und Stipes) ist dem andrer Schmetterlingsrüssel ähnlich, hier fast von derselben Länge wie die Lade. Der Cardotheil ist daran nicht deutlicher zu unterscheiden als bei manchen hochstehenden Makrolepidopteren. In gleicher Anordnung wie bei anderen Schmetterlingen zeigen sich die an den Maxillenkörper sich ansetzenden Muskelbündel, nur scheinen sie geringer als sonst zu sein. Von den inneren Organen der Maxillarladen vermag ich an dem trocknen Material nichts sicher zu erkennen. Auffällig ist mir nur, dass ich von einer Rüsseltrachee absolut nichts wahrnehmen kann, da dieselbe sonst auch in trocknen Rüsseln sich unverändert erhält, und glaube ich daher wohl auf ihren Mangel schliessen zu dürfen. Freilich ist zu berücksichtigen, dass sie auch leicht durch den Haarbesatz der Oberfläche der Beobachtung entzogen worden sein kann, überhaupt in den Rüsseln der meisten Kleinfalter sehr schwer kenntlich ist.

Ueber den Palpus maxillaris giebt Speyer an, er habe ihn bei Acentropus Newae Kol. als ganz unbedeutendes eingliedriges Gebilde gefunden, so dass man es ebensowohl für ganz rudimentäre Mandibeln halten könnte, wenn seine Lage und das Schuppenkleid es nicht als Taster documentirten. Bei Acentropus Badensis ♂ et ♀, A. Latipennis und A. Germanicus finde ich nun den Kiefertaster gerade verhältnissmässig ungemein stark und deutlich dreigliedrig. Er lenkt sich dicht an der Ladenbasis tief am Unterrand des Stipes ein. Das Mittelglied des Palpus maxillaris ist wohl unter den dreien das kürzeste, von ziemlich regelmässig cylindrischer Gestalt. Ihm folgt in der Länge das Basalglied.

Das freie Endglied endlich ist in allen Dimensionen das stärkste,

von rund eiförmiger Gestalt und auch mit dem dichtesten Schuppenbesatz ausgestattet. Dunkle spindelförmige Schuppen, wie sie ihm zukommen, kleiden auch noch das Mittelglied, während das Basalglied nackt zu sein scheint. Die Länge des Tasters ist der der Laden gleich, oder etwas bedeutender.

Die Labialpalpen muss ich trotz Speyers genauer Beschreibung als blos zweigliedrig bezeichnen, indem der von Speyer als Basalglied gedeutete Theil vom folgenden entschieden nicht durch ein Gelenk getrennt zu sein scheint. Die Palpen convergiren an ihren Basen bis zur Berührung mit einander, und zwar geschieht dies durch eine Vorwölbung an der Innenseite jedes Palpus. Bei flüchtigem Hinblick erscheint diese Wölbung als kurzes, gedrungenes Basalglied, ohne aber, wie gesagt, sich wirklich durch ein Gelenk abzugliedern. Wir haben somit für Acentropus, das überhaupt unter den Lepidopteren seltene Vorkommen zweigliedriger Labialpalpen zu verzeichnen, das mir sonst einzig an einer Reihe von Spinnern bekannt ist. Was die Form der Glieder anlangt, so ist das ziemlich lange Basalglied ungefähr cylindrisch, an der Basis mit der erwähnten inneren Vorwölbung und am anderen Ende zum breiten Gelenk fürs Endglied ein wenig verbreitert. Das Endglied ist bedeutend länger und breiter, spitz eiförmig, mit leicht abgerundetem, schmalen Ende, von Speyer vollkommen richtig beschrieben. Dunkle spindelförmige Schuppen bedecken die Palpen. Durch das schon von Speyer betonte enge Zusammenrücken der Mundtheile ist die Unterlippe mehr als bei den meisten Schmetterlingen verkümmert. Durch die an der Basis convergirenden und sich mit ihren basalen Wölbungen berührenden Palpen scheint ihre Stelle ersetzt zu werden. An der Innenfläche der die Palpen tragenden Chitinplatte (mentum) finde ich daher nur noch einen ganz leichten Ausschnitt des Randes, ähnlich wie er bei einigen Grossfaltern an der Spitze der dreieckigen Unterlippe zur unteren Begrenzung der Mundöffnung sich findet.

Ueber die Oberlippe und den Epipharynx ins Klare zu kommen, ist bei Acentropus ungemein schwer, da das Stirnschild (clypeus) sehr weit vorspringt, die Gesichtsfläche durch enges Zusammenrücken der Mundtheile äusserst klein und unter jenem gelegen, endlich die Mundöffnung sehr tief nach innen gerückt ist. Ich war daher bei der Untersuchung dieser Theile am spärlichen Materiale nicht viel glücklicher als Speyer, welcher von jenen Organen keine Spur zu erkennen vermocht hat. Zu fehlen scheinen

dieselben mir freilich auch hier nicht. Unter dem mächtigen Clypeus finde ich über der Mundöffnung eine Membran, oder membranöse Leiste, deren unterer Rand feine Zähnelung durch feinste Anhänge besitzt (wie Oberlippe und Epipharynx andrer Schmetterlinge). An den Enden sehe ich auch die Randlinie geschwungen und dadurch zwei schwache Wölbungen mit feinen Anhängen gebildet, die wohl den Ecken des Labrum entsprechen dürften. Eine bestimmte Deutung darf ich hierin indes auf Grund des dürftigen Untersuchungsmateriales nicht zu versuchen wagen, sondern muss vielmehr die Sicherstellung jener beiden Organe auf eine Zeit verschieben, in der ich frisches Material reichlich zu erhalten hoffe, kann jetzt nur ihren hohen Reduktionsgrad constatiren.

Weibchen von Acentropus scheinen auf ihre Mundtheile hin bislang noch nie einer Untersuchung unterzogen zu sein. SPEYER lagen jedenfalls nur zwölf Exemplare von Acentropus Newae ♂ vor (dessen ♀ meines Wissens überhaupt noch nicht bekannt geworden ist). — Wie oben erwähnt, hatte ich ein ♀ von Acentropus Badensis erhalten, welches durch seine verkümmerten Flügel schon äusserlich sehr vom flugfähigen ♂ abweicht. Auch die Mundtheile ergaben einige Differenzen von denen des ♂. — Vor allem fällt an ihnen die grosse Kürze der Labialpalpen auf, die beim ♂ so stark sind, dass sie schon bei Betrachtung mit blossem Auge sofort kenntlich sind. Sie erreichen beim ♀ kaum ein Drittel der Länge der männlichen Palpen. Während sie beim ♂ dicht mit dunklen Schuppen bedeckt sind, tragen sie beim ♀ nur spärliche und helle Schuppen. Auch ist endlich die Form der beiden Glieder durchaus anders als beim ♂. Das Basale ist hier an der Wurzel sehr verschmälert und dadurch keilförmig. Sein breites obere Ende ist zur Aufnahme des Endgliedes tief gehöhlt und umfasst des letzteren Basis. Das Endglied selbst ist ein regelmässiges Oval, dessen spitzeres Ende sich ins Basalglied einlenkt, während das freie Ende regelmässig und breit abgerundet ist.

Die Rüsselrudimente (= Maxillarladen) sind beim ♀ zwar von ungefähr gleicher Länge wie beim ♂, jedoch von abweichender Gestalt, nicht wie dort dreieckig am Ende zugespitzt, sondern nach der Spitze nur ganz leicht verjüngt und daher kurz-finger- oder stumpf-zapfenförmig. Die Zahl der Tastzäpfchen am Aussenrande jeder Rüsselhälfte übersteigt kaum die Hälfte derer beim ♂. Die Gestalt dieser Anhänge ist in beiden Geschlechtern die gleiche. Das erste Tastzäpfchen steht beim ♀ in der Mitte des stumpf ab-

gerundeten Endes jeder Lade. Dann folgen, in grösseren Abständen als an der männlichen Maxille, weitere etwa 6, während ich beim ♂ 10—11 zähle (ohne das erste an der äussersten Spitze).

Auch die Maxillarladen des ♀ besitzen am Aussenrande neben den Tastzäpfchen noch starke Borstenhaare, auf niederem Sockel stehend, nur scheinen sie in geringerer Anzahl vorhanden zu sein und beginnen weiter vor der Basis aufzutreten. Die Spitze der Lade ist aber völlig frei von Borsten, trägt einzig ein Tastzäpfchen. Auf der Andeutung der Rüsselrinne sind bei ♂ et ♀ einige der Rinnenstifte (Kirbach) kenntlich. Der Palpus maxillaris ist wie beim ♂ dreigliedrig, sein Schuppenbesatz jedoch weit schwächer und die Schuppen hell.

In F. Berges Schmetterlingsbuch finde ich über die Haftborste der Schmetterlingsflügel verzeichnet, dass dieselbe beim weiblichen Schmetterling stets aus mehreren Borsten zusammengesetzt, beim ♂ dagegen stets einfach sei.

Wie weit der Satz wirklich allgemeine Gültigkeit hat, weiss ich nicht, da ich daraufhin noch keine vergleichenden Prüfungen vorgenommen habe. Für Acentropus wäre die Angabe jedenfalls unrichtig. Hier besteht bei ♂ und ♀ die Haftborste aus einem Bündel von etwa 7 langen Borsten, die sich dicht zusammenlegen und selbst durch Druck nicht trennen lassen. Auf einem sockelartigen Vorsprung über dem Unterflügelgelenk setzen sich diese Borsten dicht gedrängt an. Nur sind beim ♂ die Borsten, wie namentlich ihre Ansatzstelle, stark horngelb oder braun, beim ♀ fast farblos hell.

Obgleich ich im Vorstehenden zu Speyers Angaben über die Mundtheile des Acentropus mehreres habe hinzufügen, eine Reihe von Details habe erbringen und einige Punkte berichtigen können, so stimme ich im Endresultate mit Speyer doch dahin überein, dass im Acentropus uns leider durchaus keine Uebergangsform zwischen Lepidopteren und niederen, enger ans Wasser gebundenen Insekten gegeben wird. Acentropus ist vielmehr, wie schon Speyer bestimmt ausgesprochen hat, ein typisches Lepidopteron, freilich mit einer Reihe interessanter morphologischer Eigenthümlichkeiten. Anfangs war ich geneigt, auch darin Speyer zuzustimmen, dass diese Eigenthümlichkeiten insofern von besonderem Interesse sein dürften, als man sich dieselben eher auf dem Wege alt fortgesetzter Vererbung erhalten, denn auf dem sekundärer Anpassung (ans Wasserleben) erworben denken müsste. — Nachdem ich nun aber die zweifellos primitivsten Schmetterlingsmund-

theile bei Micropteryx kennen gelernt und am Acentropus nicht den geringsten Anklang an diese, wie überhaupt an irgend ein niederes Insekt gefunden habe, scheint mir dieses doch weit mehr für eine sekundäre Reduktion der kümmerlichen Mundwerkzeuge zu sprechen. — Gar auffällig kann eine solche auch nicht einmal erscheinen, wenn wir in Betracht ziehen, dass ja verschiedene Schmetterlinge, und zwar selbst Grossfalter, als Raupen nahe am oder über dem Wasser an Sumpf- und Wasserpflanzen leben, z. B. unter den Eulen Leucania Obsoleta an Schilfstengeln, andere Arten, so Nonagria Typhae und Nonagria Cannae, selbst in den wasserdurchtränkten Schilfstengeln, dicht über dem Wasserspiegel bohren. Ein weiterer Schritt von solcher Lebensweise zu einer untergetauchten kann sicher weder undenkbar, noch überhaupt gross genannt werden.

Es sprechen für eine sekundäre Reduktion aus den Befunden meiner Untersuchung namentlich folgende. Vor allem der gänzliche Mangel der Mandibeln, die, wie wir gesehen haben, als freilich offenbar schon funktionslose, aber noch leidlich starke und kenntliche Reste sich noch bei zum Theil entschieden höher stehenden, jedenfalls schon mit langem wohlentwickeltem Rüssel versehenen Kleinfaltern finden. Jedenfalls müssten diese allen niederen Insekten zukommenden Organe noch bei einer Form persistiren, deren Kurzrüsseligkeit ein alt erblicher Zustand wäre, da die Mandibeln erst durch eine zunehmende Entwicklung des Saugers reducirt werden. — Ferner der an völligen Schwund grenzende Reduktionsgrad von Oberlippe und Epipharynx. Endlich die Zweigliedrigkeit der Labialpalpen, die ich sonst einzig bei Spinnern mit sekundär reducirtem Sauger wiederfinde, die entschieden in direktem Zusammenhang mit einer Reduktion der Mundtheile überhaupt steht. Auffällig ist freilich, dass ich von einer Rüsseltrachee nichts in den Ladenstummeln erkennen kann, die doch bei sekundär verkürztem Rüssel in Schlingen zusammengelegt sich zeigen musste, wie ich im späteren nachweisen werde. Daran kann indes das mangelhafte Untersuchungsmaterial die Schuld tragen.

Den Grund der Reduktion einzusehen, ist allerdings mir nicht recht möglich, wie ja die letzten Gründe für zahlreiche derartige Erscheinungen sich uns entziehen. Das Wasserleben der Raupe kann allein die Verkümmerung der Imagomundtheile keineswegs erklären, zumal alle übrigen Wasserschmetterlinge wohl gebildete Rüssel besitzen. Ich habe zum Vergleich sämmtliche einheimischen Arten dieser Kleinschmetterlinge herangezogen, nämlich: Cata-

clysta Lemnulla, Paraponyx Stratiotata, dessen Raupen nach Angabe aller Autoren stark entwickelte Kiemenfäden, gleich den Larven der Phryganiden besitzen, und der als Puppe auch sicher unter dem Wasser ruht, sowie endlich Hydrocampa (Nymphula) Arten. Alle diese sind in allen Stücken und auch bezüglich der Mundtheile typische Pyraliden, ohne eine der für Acentropus geltenden Eigenheiten zu besitzen. Bei ihnen allen sind Oberlippe und Epipharynx wohl entwickelt, denen der Grossfalter völlig gleich. Mandibelreste sind deutlich kenntlich, in der für die Pyralo-Crambiden oben beschriebenen Form. Die Labialpalpen sind dreigliedrig, die Maxillarpalpen besitzen die für alle Pyralo-Crambiden geltende Gliederzahl vier. Dieser entspricht hier wie stets ein Schuppenbesatz auf der Oberfläche der unteren Rüsselhälfte. Der Rüssel selbst ist bei allen wohlgebildet, leidlich lang und spiral gerollt. Die Rüsselrinne ist mit den typischen parallelen gleichartigen Wandleisten ausgekleidet und die Verschlussvorrichtung an ihren Rändern wohlentwickelt. Nur die Tastzäpfchen sind noch völlig primitiv, wie allerdings bei den meisten Kleinfaltern dieses Entwicklungsgrades. An Zahl gering, tragen sie noch den Typus wenig modificirter Börstchen [1]).

---

[1]) Schon P. Kirbach hat in seiner Arbeit: Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge 1883 die von W. Breitenbach No. 3 bis 5 aufgebrachte Bezeichnung „Saftbohrer" für die Anhangspapillen an der Aussenseite der Rüsselspitze, als nicht allgemein verwendbar einzuziehen vorgeschlagen, da die Organe offenbar in ihrer primitiven Form bei einer sehr grossen Zahl von Schmetterlingen vorkommend, einzig als Sinnesorgane dienen können, wie sie ja vor Breitenbach, z. B. von Fritz Müller als solche in Anspruch genommen sind. Namentlich Acentropus spricht durchaus für diese Ansicht, da bei ihm von einer Funktion der Anhänge als Saftbohrer ja gar keine Rede sein kann und dieselben doch auf den Rüsselstummeln in verhältnissmässig grosser Zahl sich finden, auch nicht auf die Spitze beschränkt sind, sondern bis fast an die Basis herabgehen. Auch an anderen verkümmerten Schmetterlingsmaxillen kommen sie vor und zeigen sich bei allen niederen Kleinfaltern, die wenig oder gar nicht Blüthen besuchen, in einfachster Form. Die Funktion als Saftbohrer erhalten diese zu Sinneszäpfchen modificirten Borsten erst bei Formen, die langkelchige Blumen besuchen und zwar erst durch weitere Complication ihres Baues, die Randleisten und Randzacken etc. Auch ich muss mich durchaus mit Kirbach dahin aussprechen, dass blos diese complicirten Organe als Saftbohrer zu bezeichnen sind, ihre einfache Form als Sinnes- oder besser als Tastzäpfchen, wie ich es im vorliegenden durchgängig gethan.

Speyer hat in seiner Genealogie der Schmetterlinge die Meinung geäussert, dass Verkürzung des Rüssels vielleicht in direkten Zusammenhang mit dem Leben in feuchter Luft gebracht werden könnte, die reichliche Aufnahme flüssiger Nahrung entbehrlich mache, und führt zum Beleg im ersten Frühjahr und Spätherbst auftretende Spanner, z. B. Amphidasis etc. an. Dieses liesse sich dann auch auf unseren Acentropus anwenden, wenn überhaupt die Ansicht haltbar wäre. Indes sahen wir ja schon, dass alle übrigen als Raupen im, als Imagines am Wasser lebenden Schmetterlinge einen wenigstens leidlich wohlentwickelten Sauger besitzen. Ein strengeres Wasserthier als diese soll Acentropus freilich sein, doch ist gegen die angeführte Idee noch weiteres einzuwenden. Die früh im Jahre oder im Spätherbste fliegenden Spanner erleiden eine Rückbildung des Rüssels doch wohl eher durch den um diese Zeit herrschenden Mangel an Blüthen. Einige derselben, so manche Boarmia-Arten, besitzen einen ganz normal langen Rüssel und muss für diese ein wohl kürzerer Zeitraum angenommen werden, seitdem sie sich der frühen Jahreszeit anbequemten, und daher noch nicht wie Formen andrer Genera reducirt sind. In der That treten ja auch die meisten Arten jenes Genus Boarmia zwischen Mai und Juli, nur wenige im März und April auf.

Die Schmetterlinge mit weitgehendster Rüsselreduktion, die typischen Bombyces, z. B. Bombyx Rubi, Quercus, Neustria, die Lasiocampa-Arten, sowie namentlich Cossus, Hepiolus und alle Psychiden etc. etc. haben ihre Flugzeit in der wärmsten und trockensten Jahreszeit (von Mai bis August) und bis zu kleinen Papillen oder Höckern rückgebildete Maxillarladen. Bei all diesen Formen liegt der Grund zur Rückbildung der Imagomundtheile wohl einzig im langen (1—3 Jahre dauernden) Raupenleben und der kurzen, einzig der Geschlechtsfunktion gewidmeten, Lebenszeit (1—3 Tage) im Imagozustande. Der hierin gegebene natürliche Vortheil für die Erhaltung der Art liegt bei all' den Formen auf der Hand. Sie alle sind schwerfällige Falter, die, wie jeder Sammler weiss, den Nachstellungen der Vögel etc. ganz besonders ausgesetzt sind, während ihre Raupen sämmtlich durch Brennhaare etc. gegen grössere Feinde geschützt sind und nur von Ichneumoniden decimirt werden. Cossus und die Hepioliden, sowie unter den wenigen kurzrüsseligen Eulen Episema Glaucina entziehen als Raupe sich jeder Nachstellung durchs Leben im Innern von Stengeln, Wurzeln und Zwiebelknollen der Pflanzen. Die Produktions-

kraft muss aber durch ein langes Leben als Raupe, deren Gefrässigkeit ja berühmt ist, entschieden bedeutend gesteigert werden. Mit sehr langem Raupenleben steht jedenfalls fast ausnahmslos Kurzrüsseligkeit der Imago in direkter Verbindung. — Ob auch für Acentropus eine langdauernde Metamorphose gilt, habe ich bisher nicht in Erfahrung bringen können, schliesse aber aus den Befunden an der Imago darauf.

Speyer deutet in seiner Untersuchung über Acentropus darauf hin, dass die Labialpalpen bei unserem Schmetterling nicht nach oben gebogen, sondern der Unterseite des Thorax parallel, nach vorn gerichtet seien, darin also eine Stellung bewahrt haben, die sonst die Palpen nur im Puppenstadium der Schmetterlinge zeigen. In der That ist diese Stellung bei Acentropus, der in der Puppe ähnlicher als bei anderen Schmetterlingen, ein wenig sind die Palpen aber doch nach aufwärts der Gesichtsfläche zugekrümmt. Ein entschiedenes Beharren in einer der Puppe zukommenden Lagerung ist aber in dem von Speyer betonten, jedoch nicht hierher gedeuteten engen Zusammenliegen aller Mundtheile gegeben, durch welches Labial- und Maxillarpalpen mit ihren Basen dicht aneinander zu stehen kommen. Auch dieses deutet auf eine im Verhältniss zum Imagoleben lange Metamorphose hin, deren letzte Ausbildungsgrade auf die Imago theilweise übertragen werden.

Die Flügelstummel der flugunfähigen Weibchen von Acentropus Badensis sind nicht sehr bedeutend verkürzt, erscheinen aber (wenigstens am trocknen Exemplare) seitlich gefaltet oder zusammengedrückt, wie die Schmetterlingsflügel vor dem Ausschlüpfen aus der Puppe. Dass auch die Flugunfähigkeit der ♀♀ eine späte sekundäre Reduktion ist, wird sicher durch die stark entwickelte Haftborste an den Unterflügelresten derselben, sowie namentlich durch die wohl ausgebildeten, denen des flugfähigen Männchen vollkommen gleichenden Patagia (Schulterdecken) erwiesen. Der hohe Entwicklungsgrad dieser zwei Organe bei völliger Unfähigkeit des Flügelgebrauches kann nur als Erbtheil eines früher wohlgebildeten Zustandes betrachtet werden. Auch dieses spricht lebhaft für eine in Reduktion stehende, nicht erheblich eigenartige Form des Acentropus.

Was die richtige systematische Stellung des Genus Acentropus anlangt, so hatte Speyer vorgeschlagen, aus ihm eine eigene Familie der Pyralidinen unter dem Namen Acentridae zu creiren und diese zwischen die Botyden und Chiloniden zu stellen. Staudinger und Wocke sind dem Vorschlag in ihrem Catalog der

Schmetterlinge des europäischen Faunengebietes auch dahin gefolgt, dass Acentropus dort als zweite Familie der Pyralidina zwischen den eigentlichen Pyralididae und den Chilonidae unter dem Familiennamen Acentropodidae steht. Ich verglich anlässlich dieser Frage auch einige Arten der Chilonidae, die als Raupen im Rohr etc. dicht über dem Wasserspiegel, als Schmetterlinge an Sumpfgräben etc. leben. Die einzige geringfügige Aehnlichkeit mit den Mundtheilen des Acentropus besteht hier im starken Vorspringen des Clypeus, unter dem die Mundöffnung tief nach innen gerückt erscheint, sowie in der mehr horizontal vorgestreckten Haltung der Labialpalpen. Im übrigen besitzen auch sie alle für die Pyralo-Crambiden typische Eigenheiten; vorspringende Oberlippenecken, die namentlich bei Schönobius Forficellus und Chilo Phragmitellus sehr stark sind, dazwischen den vorragenden dreieckigen Epipharynx, nur beide Theile mit den Basen unter den Clypeus gerückt. Ferner viergliedrige Maxillar- und dreigliedrige Labialpalpen. Der Rüssel ist zwar ziemlich kurz, kürzer als bei den Wasserschmetterlingen Paraponyx und Hydrocampa, doch immerhin noch in allen Stücken typisch entwickelt und spiral gerollt. Am meisten ähnelt er, wie auch andre Stücke der Mundtheile, der Cataclysta Lemnulla unter den Wasserschmetterlingen. (Die Kürze konnte ich wenigstens bei Schönobius Gigantellus sicher nach dem Tracheenverhalten auf sekundäre Reduktion zurückführen). Auch die Mandibeln sind bei allen Chiloniden in der für die Pyralidina charakteristischen Form vorhanden und von ziemlich bedeutender Grösse. Mir scheint es danach richtiger, Acentropus ganz an den Schluss der Pyralo-Crambiden oder der Pyralidina im weitesten Sinne (Staudinger und Wocke) zu setzen. Hauptgewicht lege ich dabei auf den dreigliedrigen Maxillartaster. Wenngleich ein Organ für sich nicht ausschlaggebend sein sollte, so ist hier in Rücksicht zu ziehen, dass dieses eine durch sämmtliche Pyralo-Crambiden mit grössester Constanz vier Glieder aufweist und daher hier wohl besonders charakteristisch zu sein scheint. Während die Zweigliedrigkeit der Labialpalpen bei Acentropus offenbar eine specielle Reduktionserscheinung und daher classificatorisch werthlos ist, kann eine solche für die Maxillarpalpen nicht angenommen werden, da dieser bei der Rüsselreduktion, wie ich mich an fast sämmtlichen europäischen kurzrüsseligen Schmetterlingen sicher überzeugt habe, nicht in Mitleidenschaft gezogen wird. Wie ich früher (Palpus

max. Lepid.) nachgewiesen, steht seine Reduktion vielmehr mit mit der höheren Ausbildung des Rüssels in direktem Verhältniss.

Nehmen wir, wie es mir nach dem vorstehenden nothwendig scheint, für Acentropus eine sekundäre Reduktion der Mundtheile an, so ist dieselbe in ihrem Ausgangspunkt auf eine Form zurückzuführen, deren Maxillarpalpus nicht mehr das viergliedrige Stadium der Pyralo-Crambiden besass, sondern auf etwa einer Stufe, wie etwa die Alucitidae, Tortricidae etc. mit schon bloss dreigliedrigem Kiefertaster stand. Sehr bestimmt scheint mir für diese Ansicht auch die typische Pyralide Aglossa Pinguinalis zu sprechen, deren Rüssel ebenfalls zu kurzen Zäpfchen reducirt ist, trotzdem aber den starken viergliedrigen Maxillarpalpus der verwandten Gattungen erhalten hat. — Auf einen Zusammenhang mit den Pyralidina weist andrerseits das Vorkommen von Schuppen auf der Basis der Rüsselrudimente des Acentropus hin, die sonst zum viergliedrigen Palpus max. der Pyralo-Crambiden in strenger Correlation steht. (Bei Aglossa sind die Rüsselreste an der Basis ebenfalls noch dicht beschuppt). — Auch die übrigen Eigenheiten des Acentropus scheinen mir fast alle dahin zu deuten, dass das Genus ganz gesondert als Familie an den Schluss der Pyralidina im weitesten Sinne zu stellen und als eine Form zu betrachten ist, die aus einem direkt über diesen stehenden Stadium sekundär in einzelnen Stücken sich rückgebildet hat. Mit den, wegen Aehnlichkeit der Metamorphose im Wasser, im heutigen System dicht vor die Acentropodidae gestellten Gattungen Hydrocampa Paraponyx und Cataclysta hat Acentropus, wenigstens in den Mundtheilen, nichts morphologisch gemeinsames aufzuweisen.

Zur Morphologie secundär reducirter Schmetterlingsmundtheile.

Es erübrigte endlich noch eine von verschiedenen Autoren bis in die neueste Zeit (Kolbe 1883) geltend gemachte, selbst von Speyer mit vertretene Ansicht zurückzuweisen, dass nämlich Cossus und einige andere rüssellose Grossschmetterlinge, auf Grund namentlich des Flügelgeäders etc., als sehr primitive alte Formen zu betrachten seien. Ueberhaupt war es nothwendig, die ja gar nicht sonderlich selten auftretende Kurzrüsseligkeit resp. sogenannte Rüssellosigkeit an grösserer Artenzahl vergleichend zu betrachten, da bislang diesen Fällen entschieden gar zu wenig Beachtung geschenkt ist, und rudimentäre Organe im heutigen

Stande der zool. Wissenschaft doch ein besonderes Interesse beanspruchen dürfen. — In sämmtlichen entomologisch-lepidopterologischen Werken, sowie auch in den speciellen Mundtheilsuntersuchungen findet man stets die Fälle der Rüsselreduction mit wenig Worten abgethan. Der Rüssel fehlt oder ist geschwunden; heisst es meisst, oder, statt des Rüssels finden sich ein Paar Saugwarzen (beiläufig eine ganz sinnlose Bezeichnung) oder ein Paar weicher Zäpfchen etc.

Nur eine kleine Arbeit von Tichomirow ist mir bisher bekannt geworden (No. 36), welche eingehend die verkümmerten Mundtheile, freilich nur an einer Art, behandelt. Im folgenden werden die Resultate derselben mit meinen eignen vergleichsweise angeführt werden. Nur der Vergleich einer längeren Reihe von verschiedenen Reduktionsstadien, sowie dieser an Formen verschiedener Schmetterlingsgruppen kann indes wirklich interessante Ergebnisse versprechen, und eine solche Behandlung des Gegenstandes fehlt bisher jedenfalls vollständig. Mehrere rüssellose oder kurzrüsselige Formen: Platysamia Cecropia, Telea Polyphemus, Harpyia Furcula, Smerinthus und einige andere sind von P. Kirbach in seine Untersuchungen über die Schmetterlingsmundtheile hineingezogen. Da indes die Verhältnisse an ihnen vorwiegend nur bezüglich einiger histologischer Details angegeben sind, und die Untersuchung zur Erforschung dieser, wie es scheint, fast ausschliesslich an Schnitten gemacht ist, so ist es unmöglich, aus jener Arbeit sich ein vollständiges Bild über eine der Formen zu verschaffen, und sind selbst grobe Verhältnisse unbemerkt geblieben, die beim Studium der Organe in toto jedenfalls in die Augen springen müssen.

Leider war mein Untersuchungsmaterial bisher auch noch nicht so vollständig als ich es hierbei gewünscht, nicht sowohl was die Zahl der herbeiziehbaren Genera und Species anlangt, die wohl ausreichte, um alle Reduktionsstadien zusammenzustellen, als vielmehr bezüglich der Individuenzahl aus den untersuchten Arten. Ein grosser Theil und gerade besonders interessante Formen aus der Gruppe der Bombycidae sind aber gar schwer in grösserer Zahl zu erlangen, und am einzelnen Individuum ist es wiederum kaum möglich, alle Theile zu erhalten, da die Präparation der Mundtheilrudimente oft unendlich mühsam ist. Immerhin habe ich die durchgehenden Verhältnisse wohl fast ausreichend erschöpfen können und worin einzelne Lücken oder Mängel durch

den Bestand des Materiales sich einfinden sollten, werden dieselben sich nachträglich sicher bald füllen und corrigiren lassen.

Vor allem fiel mir beim Durchmustern meiner Präparate von Mundtheilen kurzrüsseliger Schmetterlinge ein höchst eigenthümliches Verhalten der Rüsseltrachee auf. Bekanntlich durchzieht diese jeden normal entwickelten Schmetterlingsrüssel (wie ihn sämmtliche Tagfalter, die meisten Schwärmer, Spanner und Eulen etc. besitzen) von der Basis bis fast zur äussersten Spitze in einfachem, nur ganz leicht welligem Verlaufe, von Strecke zu Strecke in ziemlich regelmässigen Abständen Seitenästchen abgebend, die sich baumförmig verzweigen. Durch Abgabe dieser verdünnt sich die Trachee allmählich gegen die Spitze des Rüssels, in der sie nach den neueren Autoren einfach blind endet, nach älteren sich in feinste Aestchen auflöst, deren jedes in der Spitze blind abschliesst. Dass letzteres Verhalten vorkommt, habe ich trotz Breitenbachs und Kirbachs gegentheiliger Behauptung in einzelnen Fällen (so bei Pleretes Matronula und Drepana Curvatula) sicher constatiren können. Ob es eine ganz allgemeine Regel ist, wie ich glaube, vermag ich aber nicht mit Bestimmtheit zu erweisen, da die Anhänge der Rüsselspitze die Endigung des Tracheenrohres meist verdecken, und die Aestchen so äusserst fein sind, dass sie nur bei sehr gut gelungener Luftfüllung mit starken Vergrösserungen wahrnehmbar werden.

Bei vielen kurzrüsseligen Schmetterlingsformen bemerkte ich nun, dass hier die Rüsseltrachee nicht etwa dem Reduktionsgrade resp. der geringen Länge der sie bergenden Maxillarlade an Weite des Lumen und absoluter Länge entspricht, sondern vielmehr, bedeutend länger als die Rüsselstummel, sich in diesen in Schlingen legt, bei höherem Rückbildungsgrade jenes aufknäuelt, also offenbar eine ihr erblich ursprüngliche Länge mit grosser Resistenz beizubehalten bestrebt ist. Diese gewiss auffällige Thatsache scheint allen früheren Beobachtern in Folge der bei den Untersuchungen befolgten wenig vergleichenden Behandlungsweise entgangen zu sein. — Die wenigen Punkte in der bisher vorliegenden Literatur, die sich darauf beziehen lassen, sind kaum nennenswerth. Den ersten finde ich in Ratzeburgs Forstinsekten II. Theil, die Falter. Dort ist auf Taf. I Fig. 19 der kurze Rüssel eines weder nach Art noch Gattung bezeichneten Spinners dargestellt, und in ihm ist die Trachee, wenngleich nicht in eingerolltem oder geschlungenem Zustande, so doch an der Spitze mit starker knieförmiger Zusammenbiegung eingezeichnet. — Wirkliche Verschlingung der

Trachee wird erst in W. BREITENBACHS: Untersuchungen über den Schmetterlingsrüssel, No. 5 p. 200 erwähnt. BREITENBACH hat dieselbe im Rüssel einer Arctia Caja beobachtet, die als Krüppel aus der Puppe geschlüpft war und hält die Erscheinung für eine Folge der Verkrüppelung, obgleich die Tracheenschlingung bei Arctia Craja in der That stehende Regel ist. — Endlich habe ich in meiner Dissertation (No. 37) beiläufig die Tracheenschlingung für Notodonta Ziczac und Episema Glaucina (Trimacula) verzeichnet. — KIRBACH scheint das Verhalten vollkommen entgangen zu sein, obgleich seine Untersuchungen speciell auf Details der Rüsselstruktur gerichtet waren.

Die aus den heterogensten Elementen zusammengesetzte Subordo der Spinner (welche ja deshalb auch im System die schwierigste ist) bietet uns alle Stadien der Rüsselentwicklung resp. Rückbildung, von vollkommenster Ausbildung bis herab zu einer Verkümmerungsstufe, auf der an kleinen stummelartigen Papillenhöckern kaum mehr eine Spur der typischen Rüsselform kenntlich ist. Diese Gruppe ist daher natürlich die geeignetste, das Verhalten der Rüsseltrachee auf verschiedenen Stufen der Rüsselverkümmerung vergleichend zu studiren, und liess sich in der That dabei eine vollkommene Reihe gleichmässig sich steigernder Tracheenverschlingungen feststellen, die genau der gradweisen Maxillenverkürzung entspricht.

Schon die Familie der Arctiidae im weiteren Sinne lässt an ihren zahlreichen Gattungen und deren Arten fast alle Stadien verfolgen. Gattungen anderer Familien liefern das bei den Arctiidae fehlende Endstadium in nur noch papillenförmigen Maxillarladenresten, sowie verschiedene Fälle, die eine genaue Parallele zu einzelnen Formen der Arctiiden darstellen. — Deiopeia Pulchella, Pleretes Matronula, Callimorpha Dominula und Callimorpha Hera sind unter den von mir untersuchten Arctiidae Formen, welche einen Rüssel von bedeutender Länge und in jeder Beziehung vollständiger Entwicklung, in starken Spiraltouren aufgerollt, stark hornig, mit wohlgebildeter Rüsselrinne, complicirten Saftbohrern etc. aufweisen. Dementsprechend sehen wir hier auch die Rüsseltrachee gleichmässig mit nur ganz leichten Wellen den Rüssel von der Basis bis nahe zur Spitze, allmählich durch Abgabe von Seitenästen sich verjüngend, hinziehen.

Bei Pleretes Matronula gelang es mir besonders deutlich, an einem Präparate mit völlig lufterfüllter Trachee zu constatiren,

dass eine Auflösung der Trachee an ihrer Spitze in einige feinste Zweige stattfindet. Direkt vom Ende des Hauptrohres geht hier ein sehr feines Aestchen ab, dicht unter ihm noch ein zweites. Beide verästeln sich sodann noch mehrfach zu feinsten Verzweigungen in der alleräussersten Rüsselspitze.

An dem, auch verhältnissmässig schon um einiges kürzeren, aber immerhin noch ziemlich gut ausgebildeten Rüssel der Nemeophila Russula ♂ et ♀ stellt sich ganz nahe der Spitze ein Zusammenlegen des Tracheenendes in enggedrängte lange Schlingen ein. Stärker werden diese schon bei Nemeophila Plantaginis, deren Rüssel noch etwas mehr verkürzt und an der Spitze wie durch ein Zusammendrängen verdickt ist. Die ganze Endverdickung wird von der Tracheenschlingung erfüllt. Bei Arctia Villica, der wohl längstrüsseligen einheimischen Art des Genus Arctia im engeren Sinne, die indes einen verhältnissmässig schon weit kürzeren Sauger besitzt, als die vorerwähnten Formen, verläuft die sehr starke Trachee gleichmässig durch den Rüssel bis nahe zur Spitze. Dort treten dann drei dicht hinter einander liegende einfache Schleifen der Trachee auf. Obgleich die wachsende Zahl getrennter Schlingen im allgemeinen einem weiteren Reduktionsgrade entspricht, so darf dieselbe hier trotz noch leidlich langem Sauger nicht stören, da die Schlingen nur ganz nahe der Spitze sich finden und einfach sind, so dass sie zusammen noch eine ziemlich geringe Aufrollungsmasse ergeben.

Von der Wölbung der letzten Schlingenbiegung geht deutlich kenntlich ein feines Tracheenästchen ab, das bis ins äusserste Ende des Rüssels vordringt, nach beiden Seiten mehrere feinste Seitenästchen abgebend. — Auf Arctia Villica folgt in der Rüssellänge etwa Arctia Purpurata. Hier findet sich ebenfalls noch vorwiegend ganz nahe der Rüsselspitze eine Aufschlingung der Trachee, die durch mehrere zusammenliegende Schlingen der Masse nach die der Arctia Villica entschieden übertrifft. Eine grössere Strecke davon zeigt sich ausserdem noch eine starke einfache Schlinge.

Bei Arctia Aulica mit abermals ein wenig grösserer Rüsselkürze ist die Tracheenschlingung in der Spitze noch stärker, und folgt eine Strecke davon ebenfalls noch eine einfache Schlingung. — Fast das gleiche Verhalten mit nur nochmaliger Verstärkung des Spitzenconvolutes bietet Arctia Casta, auch ist die zweite Schlingung stärker und weiter abgerückt, immerhin aber noch weit in der Spitzenhälfte gelegen. Ausnahmsweise finde ich

einmal noch eine Schlinge nahe der Basis, zugleich mit ihr aber auch eine Spaltung der Trachee, also ein entschieden abnormes Verhalten. — Bei Arctia Caja ferner findet sich gleichfalls ausser der die Spitze völlig füllenden mächtigen Tracheenverschlingung eine sehr starke Schlinge weit davon abgerückt, die bis nahe an die Mitte der Rüssellänge hinabreichen kann. Zwischen sie und die Aufrollung in der Spitze ist endlich noch eine dritte ebenfalls ziemlich lange, aber meist doch etwas schwächere Schlinge eingeschaltet. Von der Rüsselbasis aus die Trachee verfolgend, sehen wir sie demnach bis etwas über die halbe Rüssellänge hinaus in gleichmässigem Verlaufe, worauf sich dann drei, durch Strecken einfachen Tracheenverlaufes getrennte Schlingungen einstellen, von denen die in der Spitze die mächtigste, aus einem Convolut zahlreicher Schlingen bestehende ist, während tiefer unten durch das noch sehr weite Lumen der Trachee nur einfache lange Schlingen Raum finden können. — Arctia Maculosa ähnelt im Tracheenverhalten der A. Caja, nur reichen die Schlingen weiter hinab, bis nahe zur Rüsselbasis.

In dem ganz kurzen Rüsselchen der Euprepia Pudica schliesslich sind die bei Arctia Maculosa schon geringen Abstände zwischen den einzelnen Schlingen eingegangen. Von der Rüsselbasis ab reiht sich Schlinge an Schlinge, bis endlich die Spitze jeder Rüsselhälfte von einem mächtigen Tracheenschlingenknäul ausgefüllt wird.

Ausser den schon aufgeführten Arten habe ich von Arctiiden im weiteren Sinne noch Euchelia Jacobaeae und Emydia Striata untersucht und bei beiden Tracheenverschlingungen constatirt, deren Form indes in der vorliegenden Reihe überflüssig war. Bei Euchelia Jacobaeae fand ich drei feine Schlingen in der Rüsselspitze und eine stärkere aber einfache ziemlich weit von ihnen entfernt. — Im kurzen Rüssel der Emydia Striata zwei schwache Schlingen in der Spitze, von denen die näher zur Spitze liegende die schwächere ist. Sodann folgt, durch eine zl. bedeutende Strecke geraden Tracheenverlaufes getrennt, etwa in der Mitte der Rüssellänge eine ganz kurze einfache und endlich in der unteren Rüsselhälfte noch zwei längere Schlingen, die letzte der Rüsselbasis nahe.

Aehnlich scheint das Verhalten auch bei Emydia Cribrum zu sein, doch konnte ich es an nur einem schadhaften Exemplare nicht ausreichend feststellen.

Aus der zu den Emydien sicher einige engere Verwandtschaft

besitzenden Familie der Lithosidae verfügte ich bisher nur über geringes Material, doch konnte ich an den kurzrüsseligen Formen derselben, so z. B. an Setina Memosella deutlich eine feine Tracheenschlingung in der Rüsselspitze erkennen, während z. B. bei der langrüsseligen Gnophria Quadra die Trachee gleichmässig den ganzen Rüssel durchzieht.

Vergleichen wir nun noch einige Formen anderer Spinnerfamilien bezüglich des Verhaltens der Rüsseltrachee mit der an den Arctiidae vorgeführten Reihe.

Platypteryx (Drepana) Curvatula, mit nur mässig langem Rüssel liesse sich dann etwa zwischen Callimorpha Hera und Dominula einer- und Nemeophila Russula andererseits einschieben. Die Rüsseltrachee verläuft nämlich bei Plat. Curvatula von der Basis bis zur Spitze des Saugers, ohne wirkliche Verschlingung oder Aufknäuelung zu erleiden, legt sich aber wohl schon in dicht auf einander folgende Biegungen und Knickungen zusammen und erscheint so gleichsam wie unnatürlich zusammengedrückt. Diese Art zeigte mir auch sehr deutlich die Auflösung der Rüsseltrachee in einige feine Aeste an ihrem Ende, von dem hier zwei feinste Endzweige gabelspaltig abgehen und auf die äusserste Rüsselspitze zulaufen.

In der Familie der Notodontidae finden wir ferner eine ganze Reihe von Fällen der Tracheenschlingung, die theils genaue Parallelen zu manchen der oben aufgezählten Formen der Arctiidae liefern, theils sich noch zwischen jene einreihen liessen, wollten wir noch weiter ins Detail gehen.

Die längstrüsseligen der von mir untersuchten Arten dieser Gruppe stellen sich ungefähr auf eine gleiche Stufe mit Arctia Caja und Arctia Maculosa. So finden sich bei: Phalera Bucephala, Notodonta Tritophus, Not. Torva und Not. Trepida drei bis vier Schlingungen der Rüsseltrachee von einander durch Abstände von grösserer oder geringerer Länge getrennt und vorwiegend noch in der Spitzenhälfte des Rüssels, jedenfalls immer erst eine Strecke vor der Rüsselbasis beginnend. Am tiefsten weichen wohl unter den Formen ungefähr des angegebenen Grades die Schlingen im Rüssel der Pterostoma Palpina herab. Notodonta Ziczac, N. Dromedarius und N. Dictaeoides stellen sich dagegen ungefähr der Euprepia Pudica gleich, indem bei ihnen an, oder dicht über der Basis des Rüssels die Schlingen beginnen und, sich eng aneinanderreihend, den Rüssel durchziehen, ohne dass sich Abstände zwischen den einzelnen fänden. In der

äussersten Rüsselspitze ist bei sämmtlichen Notodonten das Verhalten der Trachee nicht genau zu erkennen, da die dicht stehenden Anhänge hier den Einblick wehren.

Eng an diese Formen schliesst sich wohl auch Ptilophora Plumigera, deren Rüsselreduktion schon soweit vorgeschritten ist, dass nur an einer schwachen Andeutung der Rüsselrinne sich die eigentliche Natur der kurzen Reste erkennen lässt. In diesen ganz kurzen kleinen Schläuchen ist die Trachee aufgeknäuelt kenntlich, scheint aber bloss die untere Hälfte derselben zu erfüllen. In der Spitze vermag ich von ihr nichts zu erkennen, auch nicht in einer nahe der Spitze befindlichen Aufblähung jeder Rüsselhälfte, die ich an einigen anderen Formen bisweilen durch eine starke Tracheenschlinge hervorgerufen gefunden habe.

Ein letztes bei den Arctiiden und Notodonten noch fehlendes Stadium der Tracheenaufrollung, das wir füglich dem der Euprepia Pudica und Notodonta Ziczac, Dromedarius etc. anreihen können, liefert endlich unter den Bombyciden Cossus Ligniperda. Hier hat die Rüsselreduktion mit ihren höchsten Grad erreicht, so dass Cossus in den Schmetterlingsbüchern meist als völlig rüssellos verzeichnet steht. Die kümmerlichen Reste der Maxillarladen stellen hier winzige Knöpfchen oder papillenförmige Höckerchen dar, die, weit auseinander gerückt, seitlich am unteren Rande der Mundöffnung sichtbar werden. In ihnen nun zeigt sich deutlich die beim Eintritt in das Organ noch ziemlich weitlumige Trachee zu einem starken Knäuel zusammengeballt, der fast das ganze Gebilde erfüllt. In den völlig, gleich denen des Cossus, rudimentären Maxillen einiger anderer Bombyces, so des Bombyx Rimicola und Medicaginis, Crateronyx Dumeti, sowie die auf ungefähr gleichem Stadium mit Ptilophora stehenden Dasychira Fascelina und Orgyia Antiqua ♂ et ♀ habe ich das Tracheenverhalten nicht feststellen können, da, offenbar durch den dichten Haar- und Borstenbesatz, wie namentlich durch Runzelung und Faltung der Wand, mir die Trachee hier ganz und gar entzogen wurde, ich zudem zu spärliches Material besass, um Luftfüllungen versuchen zu können.

Wenden wir uns nun den übrigen Subordines der Lepidopteren zu, so sind in ihnen, im Gegensatz zu den soeben betrachteten Spinnern mit grösstentheils kurzrüsseligen Gattungen und Arten, Formen mit kurzem Sauger immer nur als vereinzelte seltene Ausnahmefälle vorhanden.

Unter den Noctuinen habe ich vier kurzrüsselige Arten

untersucht; Diloba Coeruleocephala, Demas Coryli, Asteroscopus Sphinx und Episema Glaucina (Trimacula), die alle die Tracheenverschlingung und Aufrollung entsprechend der grösseren oder geringeren Rüsselkürze aufweisen.

Diloba Coeruleocephala besitzt einen bezüglich der Wandstruktur etc. noch vollkommen entwickelten, aber für eine Eule verhältnissmässig sehr kurzen Rüssel. Die Rüsseltrachee verläuft nun durch denselben einfach, bloss mit einer starken Wellung, bis nahe an die Rüsselspitze, wo sie dann eine starke Doppelschleife bildet. Bei Demas Coryli finden sich fast die gleichen Rüsselverhältnisse, nur vielleicht noch etwas geringere Länge. Durch mehr als drei Viertel der Rüssellänge kann ich daher auch hier die Rüsseltrachee in einfachem Verlaufe verfolgen, dann aber wird eine sehr lange Doppelschleife gebildet, auf welche ganz nahe der Rüsselspitze noch eine solche, nur schwächere, folgt.

Asteroscopus Sphinx weist einen sehr hohen Grad der Rüsselreduktion auf. Die Reste der Maxillarladen stellen zwei rundliche, lappenförmige Zapfen oder Knöpfchen dar, an deren Innenseite indes noch die Rüsselrinne als gesondertes Band, zwar nicht mehr durch ihre typische Wandbekleidung, wohl aber durch beiderseitige Begrenzung von verkümmerten Verschlussapparaten und auf ihrer breiten Fläche durch die Rinnenstifte (Kirbach) kenntlich wird. Die starke Rüsseltrachee erfüllt als wirrer Knäuel, aus zahlreichen Schlingen zusammengelegt, diese Ladenreste vollkommen, und die erste starke Schlinge füllt schon den Stipestheil unter der Ansatzstelle des Maxillartasters.

Episema Glaucina (Trimacula) steht eng neben der vorhergehenden Art, bezüglich des Rüsselreduktionsgrades und Tracheenverhaltens. Schöner als vielleicht an irgend einer anderen Form lässt sich innerhalb der kleinen lappenförmigen Rüsselrudimente die Trachee in zahlreichen Schlingen eng zusammengepackt erkennen, so dass sie die Ladenreste fast völlig erfüllt und selbst noch einen Theil des Stipes.

Von kurzrüsseligen Formen aus der Subordo der Geometridae gelangte bisher nur erst Amphidasis Betulariae zur Untersuchung. Der leidlich entwickelte aber kurze Rüssel besitzt eine Rüsseltrachee, welche in einigen starken Biegungen bis nahe zur Spitze läuft, um dort eine mächtige Schlingenbildung einzugehen. — Vertreter der durch Kurzrüsseligkeit und grösstentheils flugunfähige Weibchen ausgezeichneten Gattung Biston standen mir leider bisher noch nicht zu Gebote, bis auf ein arg lädirtes

Exemplar von Biston Hirtarius, an dessen kurzem Rüsselchen ich blos das Vorhandensein von Tracheenschlingen, nicht aber ihr genaues Verhalten constatiren konnte.

Unter den Glasflüglern Jesiadae, die von Rössler No. 27 und einigen anderen neuerdings den Spinnern zugezählt, von den meisten Lepidopterologen mit vielleicht mehr Recht zu den Sphingiden gezogen werden, obgleich sie auch von letzteren so sehr in wichtigen morphologischen Merkmalen abweichen, dass am vortheilhaftesten ihnen eine vollkommene Sonderstellung anzuweisen ist, ist das Genus Trochilium als kurzrüsselig bekannt. Den häufigsten Vertreter derselben Trochilium Apiforme konnte ich in einigen Exemplaren beiden Geschlechtes untersuchen. Die in allen systematischen Schmetterlingswerken zu findende Angabe: „Statt der Zunge sind hier nur zwei weiche Zäpfchen vorhanden“ ist Uebertreibung. Die Präparation ergiebt einen zwar sehr kurzen, aber noch deutlich als solchen kenntlichen Rüssel, durch die typische Wandbildung der breiten Rüsselrinne und der Rüsselwandung überhaupt, die ausgebildeten Verschlusshaken der Rinnenränder etc. Freilich auch mancherlei eigenartiges. — Bei einem ♀ dieser Art sehe ich zwei nahezu gleich starke Tracheenstämme jede Rüsselhälfte durchziehen und sich im aufgetriebenen Ende knäuelförmig zusammenschlingen. Beide Stämme lassen sich durch die Rüsselbasis bis zur Eintrittsstelle in den Stipes getrennt verfolgen und scheint erst unter dieser der eine, um ein geringes englumigere Stamm sich von dem stärkeren abzutrennen. Neben diesen zwei Stämmen sehe ich noch einen dritten, fast ebenso starken in den Stipes eintreten, sogleich eine mächtige Biegung bis in die Ladenbasis machen und dann sich zum starken zweigliederigen Palpus maxillaris hinüberwenden, in welchem er sich ebenfalls aufknäuelt. — Bei einem ♂ der gleichen Art finde ich das Verhalten etwas anders. Die für den Maxillartaster bestimmte Trachee steigt hier gerade durch den Stipes auf und verschlingt sich im Palpus. Die als einfacher Stamm eintretende Rüsseltrachee bildet gleich nach ihrem Uebergang in die Lade eine mächtige Schlinge, die bis tief in den Stipes zurückreicht und nach erneuter Umwendung nun gleichmässig der Rüsselspitze zustrebt, in der die Endaufrollung vor sich geht. Dieselbe ist so stark, dass schon dicht unter der Spitzenauftreibung eine sehr starke Schlinge die Rüsselwand buckelförmig vorwölbt.

Vertreter der kurzrüsseligen Sesimgattung Paranthrene konnte ich bislang mir nicht verschaffen.

Aus der Subordo der Iphingidae ist das Genus Smerinthus das einzige kurzrüsselige. Unter den einheimischen Vertretern dieses ist die Rüssellänge bei Smerinthus Ocellata und Smerinthus Populi verhältnissmässig am bedeutendsten und findet man in ihrem Rüssel die Trachee in starken Wellen und Biegungen hinziehen, die gegen die Spitze immer enger zusammenrücken, so dass am Ende schliesslich eine enge Zickzacklinie erzeugt wird. Bei Smerinthus Tiliae ist der Rüssel noch kürzer als bei jenen zwei Arten, und steigert sich das Zusammenbiegen der Trachee in seiner Spitze auch endlich bis zu wirklicher Aufschlingung.

Endlich sei aus der grossen Abtheilung der Microlepidopteren ebenfalls ein Fall starker Kurzrüsseligkeit und entsprechender Tracheenschlingung erwähnt. Ich untersuchte dieselbe an Aglossa Pinguinalis. In den ganz kurzen Rüsselstummeln ist die Rüsseltrachee zu einem starken Knäuel aufgerollt, der in der verschmälerten Spitze der Ladenstummel auch schmal zusammengedrückt wird, mit diesen schmalen Schlingen aber bis ins äusserste Ende reicht. Der verkürzte Ladentheil kann hier, wie bei Episema, Asteroscopus und einigen anderen kurzrüsseligen Makrolepidopteren, nicht mehr die gesammte Tracheenmasse fassen, weshalb eine lange Schlinge derselben sich schon im Stipestheil der Maxille findet und in demselben fast bis zur Eintrittsstelle der Trachee in den Maxillenkörper hinabreicht. — Trotz der Verkürzung der Maxillarladen lassen doch die Mundtheile der Aglossa noch deutlich den Typus der sonst durchweg langrüsseligen Pyraliden erkennen. So namentlich der viergliederige Maxillarpalpus und der diesem entsprechende Schuppenbesatz der Rüsselrudimente.

Wenn wir dieses an langer Reihe kurzrüsseliger Formen eben geschilderte Verhalten der Trachee auf der einen Seite ins Auge fassen und ihm auf der anderen die Thatsache entgegenstellen, dass ich bei den höheren Micropteryginen und einigen Tinea-Arten ein feines Tracheenrohr den dort, auch verhältnissmässig, kurzen kaum roll-, sondern mehr erst krümmbaren Rüssel gleichmässig durchziehen sah, so scheint mir die Aufrollung der Trachee in jenen ersten Fällen einzig durch späte sekundäre Reduktion aus Formen mit langem Rüssel erklärbar.

Die Trachee hat dabei mit der sie einschliessenden Lade nicht den gleichen Rückbildungsschritt gehalten, sondern bestrebt, eine ihr erblich ursprüngliche Länge zu bewahren sich aufge-

schlungen und verknäuelt. Nehmen wir hinzu, dass der Grad der Verschlingung weder innerhalb der Gattung noch Art absolut constant ist, ja dass ich z. B. bei Pterostoma Palpina in einem Falle die Schlingung in einer Rüsselhälfte bedeutend früher beginnen sehe, als in der anderen desselben Individuums, dass ich endlich bei Ptilophora Plumigera selbst die beiden Hälften des Rüsselrestes ungleich lang fand, so scheint daraus auch mit einiger Bestimmtheit der Schluss gestattet, dass die Rüsselreduktion bei den durch auffällige Rüsselkürze schon ausgezeichneten Spinnern noch in stetigem Fortschritt begriffen ist.

Wie für das Verhalten der Rüsseltrachee, so lassen sich auch im übrigen bei der sekundären Rüsselreduktion einige bestimmte Regeln erkennen.

Für die Rüsselmuskeln hat schon Kirbach (No. 15) richtig erbracht, dass die dem Ladentheil eignen Muskeln bei Verkürzung des Rüssels an Zahl bedeutend ab, die einzelnen Bündel dafür aber an Länge zunehmen. Die diesbezüglichen Beobachtungen Kirbachs beschränken sich aber vorwiegend auf Smerinthus und Harpyia, mit noch nicht sonderlich weitgegangener Rüsselreduktion. Erreicht dieselbe einen noch höheren Grad, so folgt demselben auch der Rückgang der Muskeln stetig, bis schliesslich in den letzten Stadien z. B. bei Crateronyx Dumeti (mit nur höckerförmigen Ladenresten) nur noch der Maxillenbasis (dem Stipes) eigne Muskelbänder in die Basis der Lade hineinreichen, nur noch das System der Basalmuskeln (Kirbach) erhalten ist. — Eine vollkommene Abstufungsreihe liesse sich unter den Bombyciden auch für die Reduktion der Rüsselmuskeln darstellen, doch würde dieselbe zu weit führen.

Das Verhalten des Rüsselnervs lässt sich an Totalpräparaten nur äusserst lückenhaft studiren, zumal die Tracheenschlingen ihn zu verfolgen hindern. Die wenigen Punkte, die ich über ihn kennen gelernt, lasse ich hier daher unerwähnt.

Die übrigen Verhältnisse werden bei der allgemeinen Mundtheilreduktion gleichfalls in Leidenschaft gezogen, ohne dass aber von ihnen so regelmässige Reihen der Reduktionsweise sich zusammenstellen liessen, wie an der Rüsseltrachee und den Rüsselmuskeln. So gilt für die Tastzäpfchen der Rüsselspitze eine fortschreitende Reduktion von der an langen Rüsseln der Grossfalter als Regel vorkommenden Form echter Saftbohrer mit Randleisten und Randzacken zu einfachsten Tastpapillen (Breitenbachs primitivsten Saftbohrern). Feststehend ist dabei aber blos, dass an

ganz reducirten Maxillarladen stets nur noch die primitivste Form vorkommt, oder die Organe in einigen wenigen Fällen selbst schwinden können. Sie scheinen mir z. B. bei Crateronyx Dumeti und Bombyx Rimicola ganz zu fehlen. Bei Formen mit noch einigermassen den Rüsseltypus tragenden Maxillen dagegen sehen wir bisweilen unter zwei den gleichen Reduktionsgrad zeigenden, die eine mit ganz primitiven Tastzäpfchen, die andere mit noch typischen Saftbohrern ausgerüstet. Unter den Noctuinen stehen z. B. auf ziemlich gleicher Stufe der Rüsselreduktion und des Tracheenverhaltens Diloba Coeruleocephala und Demas Coryli, ja bei letzterer ist der Rüssel sogar etwas kürzer und die Trachee stärker verschlungen als bei ersterer, und dennoch besitzt Diloba einfache Tastzäpfchen, Demas Saftbohrer mit Randleisten. — Konstant scheint mir, dass mit dem Schwund einer ausgeprägten Rüsselrinne, das heisst einer durch die typische Wandauskleidung kenntlichen, stets die einfachste Form der Tastzäpfchen verbunden ist. So finde ich solche z. B. bei Dasychira Fascelina, Orgyia Antiqua, Ptilophora Plumigera etc., ohne dass indes ihr Vorkommen bei Formen mit einer solchen ausgeschlossen wäre. Es können vielmehr primitive Tastzäpfchen an völlig entwickelten, nicht reducirten Rüsseln vorkommen und ist namentlich hervorzuheben, dass sie bei den Kleinfaltern mit starkem Maxillarpalpus so den Tineinen und allen Pyralo-Crambiden sich einzig in dieser Form finden. Unter Grossfaltern mit noch nicht sehr weitgegangener Rüsselreduktion kann etwa (Jesia) Trochilium Apiforme dienen, an deren kurzem Rüssel die Rinne breit und gleichmässig dicht gebändert ist. Seine Aussenseite trägt an der Spitze einige jener einfachen Anhangspapillen. Dagegen besitzen alle kurzrüsseligen Arctiidae und Notodontidae bei viel weiter fortgeschrittener Rüsselreduktion doch entwickelte Saftbohrer mit Randleisten oder Randzacken, freilich alle auch noch eine Rüsselrinne mit gleichmässig gebänderter Wand.

Im allgemeinen also richten sich die Tastzäpfchen der Rüsselspitze-Saftbohrer Breitenbachs nicht ganz streng in ihrer Form nach der Reduktionsstufe des Rüssels, nach Länge und Verhalten der Rüsseltrachee, sondern mehr nach speciellen Eigenheiten, die in den Charakteren der Gattung gegeben sind. Doch werden in den letzten Reduktionsstadien auch sie stets von der Rückbildung direkt beeinflusst. —

Resistenter noch scheinen diejenigen Tastzäpfchen der Aussenseite entsprechenden Anhänge der Rüsselrinne, die Rinnenstifte

KIRBACHS zu sein, da man sie in kaum veränderter Form an den schwächsten Resten noch wiederfindet, so z. B. bei Asteroscopus Sphinx. Da sie aber überhaupt in ihrer Form kaum erheblich variabel sind, in Folge ihrer direkten Einflüssen wenig disponirten Lage, so können sie an dieser Stelle auch keinerlei Interesse beanspruchen.

Die Rüsselrinne wird bei der Rüsselreduktion auch länger erhalten, als die bisherigen Angaben berichten. Bei günstiger Lage der Maxille kann man ihre Reste an den meisten auch der niedersten Reduktionsgrade noch erkennen. Ihre typische Wandbildung schwindet allerdings, wie die des ganzen Organes auf einer Stufe, die uns die Ladenreste noch gestreckt und leicht krümmen, wenn auch nicht mehr wirklich rollbar zeigt, so z. B. bei Ptilophora Plumigera etc. Länger aber erhalten sich die Reste der Verschlussvorrichtungen an den Rinnenrändern, allerdings in schliesslich nur noch minimaler Andeutung. Die Rinne ist dann durch die breitere Innenfläche der papillenförmigen Ladenstummel gebildet, deren etwas vorspringende oder verdickte Ränder eine ganz feine Zähnelung erkennen lassen. Verhältnissmässig günstig ist zum Illustriren dieses Asteroscopus Sphinx, leidlich auch Crateronyx Dumeti. —

Der Maxillenkörper (Cardo und Stipes) ist bei den völlig reducirten Maxillenformen, so den echten Bombyces, Crateronyx etc. meist kurz zusammengedrückt, dagegen noch wohlerhalten und beide Glieder deutlich unterscheidbar, z. B. bei Episema.

Der Palpus maxillaris wird durch die Reduktion der Laden nie bis zum Schwunde reducirt, ja überhaupt nicht beeinflusst, sondern erhält sich stets in einer Stärke, die der gesammten Familie oder Subordo eigen ist. So finde ich ihn bei den kurzrüsseligen Noktuinen und Bombyces, je nach der Gattung, stets zwei- oder eingliedrig, wie es für diese Abtheilung als Regel gilt, bei der fast rüssellosen Aglossa Pinguinalis viergliedrig, wie eben bei allen Pyraliden, denen sie angehört. Bei den fast rüssellosen Spinnern ist der meist eingliedrige Palpus im Verhältniss zum Ladenrest oft sehr stark. KIRBACHS Behauptung, er schwinde bei rudimentären Rüsseln, habe ich schon früher zurückgewiesen und erkläre auch Tichomirows Angabe seines völligen Mangels bei Bombyx mori für irrthümlich, da er keinem Bombyx fehlt. B. mori habe ich allerdings selbst nicht untersuchen können, doch ist das Organ in grossem Formenkreise so absolut konstant, dass sein Fehlen in einer, wenn auch abweichenden Form mir undenkbar

scheint. — Im letzten Stadium der Reduktion steht der Taster dem Ladenreste an Grösse kaum nach, so bei Bombyx Rimicola, B. Medicaginis, Crateronyx Dumeti etc. etc. und ist meist dicht mit (Borsten) oder Haarschuppen bedeckt.

In direkte Leidenschaft können dagegen bei der Rüsselreduktion durch Verkürzung um ein Glied die Labialpalpen gezogen werden. Einzig bei kurzrüsseligen Schmetterlingsformen kommen blos zweigliedrige Lippentaster vor, (die sonst immer dreigliedrig sind), doch steht die Erscheinung wieder keineswegs in constantem Verhältniss zum Grade der Reduktion. Mir sind z. B. zweigliedrige Labialpalpen unter den Grossschmetterlingen bekannt bei: Orgyia Antiqua ♂ et ♀, Cnetocampa Procescionea, von Saturia-Arten. Nach Tichomirow kommen solche auch Bombyx mori zu.

Unter Kleinschmetterlingen fand ich sie bei Acentropus, der allerdings an frischem Material daraufhin nochmals zu prüfen ist. Auch Oberlippe und Epipharynx verkümmern allmählich bei der Reduktion der übrigen Mundtheile. Vollkommenen Schwund, wie ihn Tichomirow für Bombyx mori angiebt, dürfen wir meiner Ansicht nach zunächst wohl kaum einer heutigen Art zuschreiben (vielleicht Psyche?). Stets findet man noch die Rudimente dieser Theile, nur sind sie äusserst schwer zu isoliren, da mit der Reduktion sie nicht mehr vorragen, sondern vom Clypeus nach unten gerichtet und sehr schmal sind. Vollständig gelang mir ihre Präparation, z. B. bei Crateronyx Dumeti, dessen Rüsselreste ja nur noch Höckerstummel sind. Die Oberlippenecken tragen hier noch starke Borsten, haben aber mehr die Form flacher niederer Polster, als die typische vorspringender dreieckiger Platten.

Der Epipharynx ist verhältnissmässig kurz und rundlich abgestumpft, nicht mehr dreieckig spitz. Noch etwas besser ausgebildet sind die Theile bei Episema, sehr schwer nachweisbar, weil höchst kümmerlich bei den typischen Bombyces, namentlich Bombyx Rimicola, etwas besser bei Bombyx Rubi. Meist erhalten sich Oberlippe und Epipharynx so lange leidlich entwickelt, als am Rüssel die Rüsselrinne deutlich durch ihre Wandbänderung ausgeprägt ist, so bei Phalera Bucephala, Pterostoma Palpina, den Arctien etc. Stark reducirt sind indes beide trotz des Vorhandenseins jener bei Trochilium Apiforme. Die Oberlippenecken sind hier kaum mehr vorspringende Höckerchen, der Epipharynx ein sehr schmaler Saum. Mit Ausnahme dieser letzten Art, die in allen Stücken sehr eigenartig, in vielen entschieden primitiv ist, darf

als Regel gelten, dass mit beginnender Reduktion von Oberlippe und Epipharynx oder der Mundtheile überhaupt ein verhältnissmässig enges Zusammenrücken der Oberlippenecken eintritt. Sichtbar ist solches z. B. schon bei Phalera, Spilosoma, Pterostoma, sehr deutlich bei Episema, Crateronyx etc.

Zusammenfassung der in vorliegender Untersuchung enthaltenen Resultate.

Fassen wir nun die im ganzen vorliegenden Theile der Arbeit enthaltenen Resultate zusammen, so ergeben sich als neu erbrachte, sowie als nunmehr sichergestellte bisher noch strittige Thatsachen folgende Punkte:

Die savignysche Deutung der Schmetterlingsmundtheile ist nun definitiv aufzugeben, da Meinerts und Tichomirows Angaben bezüglich der Oberlippe zweifellos richtig sind. Die von Savigny als Mandibeln gedeuteten Theile sind die verspringenden Ecken einer ausgeschnittenen Oberlippe, die von Savigny als Oberlippe betrachtete Platte ist ein Epipharynx.

Wirklich funktionsfähige Mandibeln in der Form gezähnter Kauladen kommen einzig den niederen Micropteryginen (Micropteryx Caltella, Aruncella, Anderschella und Aureatella) zu. In Reduktionsgraden, d. h. ohne Zähnelung finden sich sodann echte Mandibeln bei höheren Micropteryginen (Micropteryx Fastuosella, Purpurella und Semipurpurella).

Ferner bei den Tineinen. Unter letzteren gleichen sie bei Argyresthia noch am meisten denen niederer Micropteryginen in der Form. Lang und schmal, zahnlos, schwert- oder säbelförmig sind sie bei Tinea, Tineola und Hyponomenta. Sodann fand ich sie bei allen Pyralo-Crambiden in etwa kolbiger Gestalt. Endlich bei den Pterophoriden in einer zwischen der letztgenannten und der für Tinea angeführten Form stehend. Es dürften sich demnach Mandibelreste vielleicht bei sämmtlichen Microlepidopteren nachweisen lassen. Den Macrolepidopteren kommen solche nicht zu. Kleine Höcker, die sich bisweilen an den Genä zeigen, dürfen zuförderst nicht als Mandibeln bezeichnet werden, da sie keine Selbständigkeit durch Abgliederung etc. besitzen. Am stärksten finde ich solche Höcker in Zapfenform bei Trochilium Apiforme, den meisten Grossfaltern fehlen sie vollkommen.

Die niederen Micropteryginen zeigen die primitivsten Mundtheilformen unter sämmtlichen Schmetterlingen unfraglich die Ausgangsform der Schmetterlingsmundtheile. —

Ausser beissfähigen gezähnelten, Mandibeln besitzen die Maxillen zwei getrennte Maxillarladen, deren äussere die primitivste Anlage eines Rüssels darstellt, während die Innenlade als rinnenförmige Hornplatte seitlich die Innentheile der Unterlippe stützt. Der Schmetterlingsrüssel ist also in seiner ersten Anlage von einer Aussenlade der Maxille abzuleiten, zu welcher bei höherer Entwicklung zum typischen Sauger die innere zugezogen resp. dabei reducirt wird.

An der Unterlippe der niederen Micropteryginen sind freie Aussenladen und eine typische Ligula niederer Insekten vorhanden, letztere gebildet durch Verwachsung der Innenladen zu einem kurzen nach aussen offenen Röhrchen. An der weichhäutigen Innen- oder Hinterwand dieser Ligula ist ein kurzer Hypopharynx kenntlich.

Bei höheren Micropteryginen verlieren die Mandibeln die Zähne, die Maxillen die Innenlade. Die Rüsselhälften haben sich mit hohlen Innenflächen zum typischen Sauger aneinandergelegt und das kurze Organ ist schon leicht einrollbar, die Unterlippe ist lang ausgezogen, ohne freie Aussenladen, am Grunde ihrer Rinne aber der Hypopharynx kenntlich. Ein Vergleich der Mundtheile von Tinea und Tineola (Biseliella) rechtfertigt durchaus die jetzt üblich gewordene generische Trennung beider, da die Mundwerkzeuge bis auf die bei beiden annähernd schwertförmigen Mandibeln höchst verschieden sind. Während die Tineaarten (namentlich Tinea Pellionella) einen zwar erst kurzen, aber typisch gebauten Rüssel besitzen, sind bei Tineola nur kurze Stummel, ohne Rüsselrinne, mit einigen Tastzäpfchen vorhanden. Der Maxillarpalpus ist bei Tinea fünf-, bei Tineola viergliedrig, verdeckt durch seine Länge bei Tinea sämmtliche Mundtheile in doppelter Kniebiegung, strebt als kurzes Organ bei Tineola einfach aufwärts.

Acentropus liefert, wie Speyer schon richtig erkannt, keine Uebergangsform zwischen Schmetterlingen und niederen Wasserinsekten, noch überhaupt eine auffällig primitive Schmetterlingsform. Seine morphologischen Eigenheiten sind aber nicht, wie Speyer annimmt, durch fortgesetzte Vererbung, sondern als auf dem Wege sekundärer Anpassung ans Wasserleben und sekundärer Reduktion entstanden zu denken.

Seine Rüsselreste sind breite, dreiseitige Zapfen mit einer ziemlich grossen Zahl bis an die Basis reichender Tastpapillen ausgestattet. Von der Rüsselrinne sind noch Andeutungen in den Verschlusshaaren und Rinnenstiften kenntlich. An der Rüsselbasis sind

auf leichter Vorwölbung Borsten, nebst einigen Schuppen angebracht, welch letztere auf eine Verwandtschaft mit den Pyraliden deuten. Bei Acentropus Latipennis wiegen die Schuppen an der Rüsselbasis mehr vor, und sind die Tastpapillen zahlreicher als bei Acentropus Badensis. In letzter Art sind die Tastpapillen beim ♀ spärlicher als beim ♂. Der Maxillarpalpus ist in allen Acentropus-Arten stark und drei-, nicht eingliedrig, wie Speyer angiebt. Die Labialpalpen scheinen zwei-, nicht wie nach Speyer dreigliedrig zu sein. Beim flugunfähigen Weibchen des Acentr. Badensis sind die Labialpalpen viel kürzer und anders geformt als beim ♂. Die Haftborste ist bei ♂ und ♀ aus wenigstens 7 Borsten zusammengesetzt. Die Patagia sind bei ♂ und ♀ gleich entwickelt, so dass die Flugunfähigkeit des Weibchens sich sogleich als späte sekundäre Reduktion kundgiebt. — Die sämmtlichen Mundtheile des Acentropus zeigen durch auffällig enges Zusammenliegen ein Verhalten, wie es allen Schmetterlingen im Puppenstadium zukommt. —

Acentropus ist ganz gesondert an den Schluss der Pyralo-Crambiden zu stellen, da er weder mit Paraponyx, Cataclysta, Hydrocampa, noch mit den Chilonidae engere Verwandtschaft in den morphologischen Verhältnissen, besonders den Mundtheilen zeigt. Jene angeführten übrigen Wasserschmetterlinge, wie die Chilonidae sind auch bezüglich der Mundtheile typische Pyraliden, ohne eine Eigenheit des Acentropus zu besitzen.

Bei allen kurzrüsseligen Gross- und höheren Kleinfaltern ist eine späte sekundäre Reduktion der Mundtheile nicht allein am Palpus maxillaris, sondern namentlich auch am Verhalten der Rüsseltrachee deutlich kenntlich. Dieselbe bildet sich nicht mit der Lade in Abnahme ihrer Mächtigkeit zurück, sondern erhält sich eine erblich ursprüngliche Länge durch Zusammenschlingung und Aufrollung in den Ladenresten, so zwar, dass der Grad der Schlingung genau dem Reduktionsgrad der Maxille entspricht. Sicher bewiesen wird diese Annahme dadurch, dass bei den Tineina plicipalpia (Zeller) auch in kurzem Rüsselchen die Trachee unverschlungen und schwach ist.

Die alte Ansicht, dass die Rüsseltrachee in der Rüsselspitze sich in feinste Aestchen auflöst, ist wahrscheinlich allgemein, sicher wenigstens in einigen Fällen richtig. Die Saftbohrer höherer Schmetterlinge gehen mit der Rüsselreduktion auf die bei allen niedersten Kleinfaltern als einzige vorhandene primitive Form einfacher Tastzäpfchen, ohne Randleisten und Zacken zurück, ohne dass ihre

Reduktion eine genau entsprechende Reihe zu den Reduktionsstufen der Laden ergeben. Von den Muskeln der Maxillen bleibt bei weitester Reduktion schliesslich nur das System der Basalmuskeln erhalten.

Von der Rüsselrinne erhalten sich nach Schwund ihrer typischen Wandauskleidung noch lange kenntliche Reste in den verkümmerten Verschlussapparaten, die sich noch an vielen nur papillenförmigen Ladenresten erkennen lassen. Der Maxillarpalpus schwindet oder verkümmert nie bei der Rüsselreduktion, sondern erhält sich in der für die Familie oder Subordo typischen Gliederzahl.

Oberlippe und Epipharynx verkümmern mit dem Rüssel, doch sind ihre Reste wohl stets noch nachweisbar.

Ueber die in den Mundtheilen der Micropteryginen gegebenen Hinweise auf die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Lepidopteren zu anderen Insektenordnungen.

Es sei hier endlich gestattet, auf die primitivsten Mundtheilformen der Schmetterlinge nochmals einzugehen, die Fingerzeige für die Anknüpfungspunkte derselben an die bei anderen Insekten vorkommenden Verhältnisse hervorzuheben.

Nach Eliminirung von Acentropus und überhaupt aller Wasserschmetterlinge, sowie sämmtlicher sogenannter rüsselloser Schmetterlingsformen aus der Reihe etwaig primitiv alter Formen bleiben als solche in ausgeprägtem Masse endlich bloss die niederen Micropteryginen übrig, die schon Speyers Scharfblick ohne Kenntniss der wichtigsten Verhältnisse dahin beansprucht hatte.

Mit der Klarlegung der oben beschriebenen Mundtheilformen dieser war ich sofort überzeugt, in ihnen dem Ausgangs- und Anknüpfungspunkte für die Schmetterlingsmundtheile nahe gerückt zu sein. Denselben genau festzustellen, bleibt aber immerhin noch schwierig, da ich bisher unmöglich andere Insektenordnungen in der gleich ausgiebigen Weise vergleichend studiren konnte, wie die Lepidopteren und die vorliegende Literatur nur wenige vom gleichen Gesichtspunkte geleitete Untersuchungen bietet.

Speyer hatte in seinem trefflichen Artikel: Zur Genealogie der Schmetterlinge No. 33 deren engste Verwandtschaft mit den Phryganiden zu erweisen gesucht. Zum Schluss sieht er sich jedoch selbst zum Geständniss genöthigt, dass trotz vielfacher Uebereinstimmungen beide Gruppen eine weite Kluft trennt, namentlich gegeben in den Mundtheilen der Imagines. Auch Micropteryx vermag die-

selbe keineswegs zu überbrücken. — Bei keiner Phryganidenform ist meines Wissens die Oberlippe tief ausgeschnitten, wie es für die Schmetterlinge Regel ist, wohl bei keiner der Epipharynx auf eine grössere Strecke frei. Bei keiner Phryganidenform scheint bisher das Vorkommen von beissfähigen Mandibeln bekannt geworden zu sein. Man müsste für letztere in ihrem Vorkommen unter den Micropteryginen beim Versuch einer Ableitung von Phryganiden zu der gezwungenen Annahme eines späten Rückschlages oder einer direkten Uebernahme aus dem Raupenstadium für ein Organ Zuflucht nehmen, dessen Reduktion doch mit zu den Entwicklungstendenzen des Schmetterlingstypus gehört und sich innerhalb der Microlepidopteren z. B. bei den Pyraliden noch in einem Reduktionsstadium findet, das höhere Entwicklung als bei den Phryganiden zeigt, obgleich der Rüssel, auf dessen Kosten die Mandibeln sich rückbilden, schon wohlentwickelt ist. — Bei sämmtlichen Phryganiden findet sich eine Verwachsung der basalen Theile von Maxillen und Unterlippe, wie sie bei keinem Lepidopteron und überhaupt unter den höheren Insekten blos noch bei Diptern in Einzelfällen als sekundäre Erscheinung wiederkehrt. — Die Maxillen der Phryganiden sollen stets nur einfache Laden besitzen, während Micropteryx zwei aufweist. — Auch die Unterlippe für sich ist mit ihrer Form bei Micropteryx und den Phryganiden mehr verschieden als zwischen ersterer und einigen anderen Insekten, wie wir später sehen werden.

Nächst den Phryganiden hatte ich beim Homologisiren der Mundtheile an die Ordnung der Dipteren gedacht, dazu veranlasst durch die annähernd schwertförmigen Mandibeln der Tinea, (die mir vor Micropteryx bekannt wurde), die annähernd haustellumförmig ausgezogene Unterlippe der höheren Mikropteryginen, endlich durch das Vorkommen erster Schmetterlingsschuppen an einigen und zwar nur langrüsseligen Mücken. Allein die übrigen Mundtheilverhältnisse lassen sich, namentlich gerade mit denen der primitivsten Micropteryx-Formen nicht in direkten Einklang bringen.

Die stete Einzahl der Maxillarladen bei Diptern, der Bau der Oberlippe und ihre überaus innige Verwachsung mit dem Epipharynx, welcher sich nur durch Maceration in Kalilauge trennen lässt, endlich der stete Mangel der Labialpalpen und die mächtige Entwicklung, häufig Verhornung des Hypopharynx bieten sehr bedeutende Unterschiede.

Es kommt hier die unvollkommene Kenntniss der niedersten

Dipternformen und ihrer Larven in Betracht, auf die ich im späteren nochmals hinweisen werde.

Nach einigen eignen Untersuchungen, hauptsächlich aber nach eingehendem Literaturstudium, finde ich nun die verhältnissmässig weitgehendste und zum Theil wirklich höchst auffallende Uebereinstimmung zwischen den Mundtheilen niederster Hymenopteren und den von mir aufgefundenen niederster Micropteryginen. Und zwar ist es unter den Hymenopteren die Familie der Blattwespen Tenthredinidae, an denen ich nach RATZEBURGS trefflichen Abbildungen und Beschreibungen die engste Anknüpfung erkenne.

Wie bei Schmetterlingen, so ist auch bei Hymenopteren die Oberlippe bald am Rande des Clypeus, bald an der Unterseite dieses angebracht. Auch die, bei Hymenopteren freilich bedeutend variirende, Form der Oberlippe ist in niederen Blatt- und Gallwespen oft ausgerandet bis halbkreisförmig ausgeschnitten. Der Epipharynx ist wohl einzig bei Lepidopteren und Hymenopteren in fast seiner ganzen Ausdehnung frei, blos auf eine kurze Strecke seiner Basis mit der Unterseite der Oberlippe verwachsen. Sein genaues Verhalten bei den Blattwespen habe ich bisher nicht feststellen können, da RATZEBURG, an den ich mich beim Vergleich dieser Gruppe vornehmlich halte, dies Organ noch nicht zu unterscheiden wusste, es bei höheren Hymenopteren nur ab und zu als Appendiculum der Oberlippe (nach KIRBY) erwähnt. An anderen ebenfalls noch niederen Hymenopteren, so den Ichneumoniden, kenne ich den Epipharynx aus eigner Anschauung als grösstentheils freies, dreieckig spitzes, membranöses Blatt, mit feinsten Börstchen besetzt, dem gleichen Organ der Schmetterlinge sehr ähnlich. Bei den Blattwespen schien mir der Epipharynx schwierig von der Oberlippe zu trennen, was ja auch dem Verhalten der niedersten Schmetterlinge, Micropteryx, entsprechen würde.

Die Mandibeln sind bei allen Hymenopteren beissfähige Kauladen und finden sich als solche auch bei niedersten Lepidopteren, den niederen Micropteryginen. Ihre Form ist bei letzteren allerdings eigenartig.

Am ersten Maxillenpaare finden sich bei den meisten Blattwespen, wie bei Micropteryx, sechsgliedrige Maxillarpalpen, die unter den höheren Hymenopteren und ebenso unter den höheren Lepidopteren allmählich sich Glied um Glied reduciren. Cardo und Stipes sind sehr deutlich getrennte Glieder. Stets bei den Blattwespen, nur selten bei höheren Hymenopteren sind, wie unter den Schmetterlingen einzig bei Micropteryx, zwei getrennte Maxil-

larladen vorhanden. Die äussere dieser lässt bei den Blattwespen meist ein besonderes basales Stück oder Glied von einem oberen unterscheiden. Das untere Glied ist auch bei Micropteryx an der Basis der Aussenlade durch Verhornung kenntlich. Meist weicht der obere Aussenladentheil der Blattwespen durch abgerundete Spitze von der bei Micropteryx ab, indes verzeichnet RATZEBURG für Cimbex eine dreiseitig prismatische Form, die der bei Micropteryx entspricht.

Die Innenlade ist bei den Blattwespen meist häutig und behaart, doch bei einigen z. B. Lophyrus nackt und hornbraun, wie bei Micropteryx, auch spitz zulaufend, nicht wie meist stumpf abgerundet. Stets stützt sie, wie bei Micropteryx, die Innentheile der Unterlippe. Am Labium endlich trägt das mentum die Labialpalpen auf seiner Aussenfläche. Bei den niederen Hymenopteren gilt als Gliederzahl derselben vier, doch ist auch die für die Schmetterlinge typische Dreizahl nicht selten. Die Innenladen der Unterlippe sind verwachsen und zwar unter den Blattwespen oft zu einem kurzen, nach aussen offenen, d. h. durch höhere Innenwand von innen nach aussen abgestutzten Röhrchen wie bei Micropteryx (vgl. z. B. RATZEBURG, Forstinsecten Bd. III Tab. I Fig. 3 *y*). Die gesonderten, nicht mit diesem Röhrchen verwachsenen Aussenladen legen sich nur enger als Paraglossa an die Seiten des Ligularöhrchens an, als bei Micropteryx, wo sie etwas weiter abstehen. An die Innenseite dieses Röhrchens kommt an seiner Basis bei Micropteryx, wie bei den Hymenopteren ein kurzer Hypopharynx zu liegen, über dessen Details die Angaben indes äusserst mangelhaft, für niedere Formen kaum vorhanden sind.

Es ergiebt sich somit, dass wohl die Mundtheile keines Insektes anderer Ordnung so enge Uebereinstimmungen zu denen der niedersten Lepidopteren, speciell niederer Micropteryginen aufweisen, als die der Blattwespen Tenthredines.

Die geringen Unterschiede in der Umrissform einiger Theile sind kaum nennenswerth, wie jeder sich aus vorgehendem überzeugen muss, zumal schon nach RATZEBURG allenthalben auch darin in einzelnen Formen gegebene enge Annäherungen zu finden sind.

Bei genauer Durchsicht einer grösseren Artenreihe von niederen Hymenopteren bezüglich dieser morphologischen Verhältnisse dürfte man wahrscheinlich noch über die weitgehende Uebereinstimmung hinaus bis an die Grenze völliger Identität gelangen.

Die angegebenen Unterschiede sind jedenfalls schon nach dem mir aus Ratzeburg bekannten geringer zwischen einigen Tenthredo-Formen und Micropteryx, als zwischen den verschiedenen Blattwespengattungen untereinander.

An dieser Stelle will ich mich mit dem eben gebrachten kurzen Vergleich der Mundtheile niederster Schmetterlinge und Hymenopteren begnügen. Nachdem ich in einem folgenden, schon grösstentheils fertigen Theile dieser morphologischen Arbeit eine eingehende vergleichende Untersuchung der Patagia oder Schulterdecken gebracht habe, will ich dann sorgfältig die mir aus eigner Anschauung und Beobachtung, sowie namentlich auf Grund literarischer Studien im Laufe der Zeit bekannt gewordenen weiteren Uebereinstimmungen der Morphologie, der Metamorphose und der Lebenserscheinungen zusammenstellen, die uns in der That trotz der bedeutenden Verschiedenheit hoch entwickelter Schmetterlinge und hochstehender Hymenopteren ein so inniges Zusammenfliessen in ihren niederen Formen darbieten, als es nur zwei an sich wohlumschriebene Ordnungen irgend liefern können. In den Kreis des Vergleiches sollen dort auch die Dipteren und Phryganiden gezogen werden. — Jener Abschluss soll indes, wie ich schon hier betonen will, keinerlei Anspruch auf neu erbrachtes machen. Nur lückenhaft sind bisher meine Untersuchungen und Beobachtungen bezüglich jener anderen Ordnungen, da das eingehende Studium der Lepidopterenmundtheile meine nicht unbeschränkte Zeit völlig in Beschlag nahm. Wie schwer aber ein mehr auf die vorliegende Literatur, als auf eigne Untersuchungen sich stützender Vergleich ist, wird ja jedem bekannt sein, der sich selbst in einen dem hier zu vergleichenden ähnlichen Gegenstand vertieft hat.

Es kommt endlich hinzu, dass ich hier in Jena nicht im Stande war, die Literatur in solcher Vollständigkeit zu beschaffen, als es zu einem derartigen Unternehmen unerlässlich wäre, sobald dasselbe irgend selbständige Ansprüche erheben will.

Einzig und allein bezwecke ich damit dahin anzuregen, dass bessere Kenner der Insekten, die ausgedehntere Hilfsmittel und mehr Zeit für dieselben erübrigen können, sich wieder mehr diesem Gebiete zuwenden und, von allgemeinen Gesichtspunkten geleitet, die Morphologie der Insekten in umfassendst vergleichender Weise in Angriff nehmen mögen. Einige Fingerzeige für den vortheilhaft zu verfolgenden Weg schmeichle ich mir allerdings durch meine Schmetterlingsstudien geben zu können.

Ich habe schliesslich noch der angenehmen Pflicht des Dankes, für Unterstützungen bei meinen Arbeiten, nachzukommen.

Vor allem schulde ich tiefen Dank auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herren Prof. Dr. E. Haeckel, der in liebenswürdigster Rücksichtsnahme mir in meiner Assistenten-Stellung die nöthige Musse zu meinen eignen, oft nur zu zeitraubenden Untersuchungen vergönnte, so allein dieselben möglich machte.

Zu danken habe ich ferner den Herren Dr. O. Staudinger in Dresden und Ernst Heyne in Leipzig für die grosse Präcisität, mit der eine Reihe von Bestellungen mir ausgeführt wurde. Durch genannte Herren konnte ich mir einige wichtige Theile meines Untersuchungsmateriales verschaffen, und zwar nicht allein an trockenen Schmetterlingen, sondern durch E. Heyne auch eine nicht geringe Zahl lebender Microlepidopteren, sowie lebende Exemplare von Bombyx Rimicola, nebst zahlreichen lebenden Puppen.

Für Hilfleistungen durch Beschaffung lebender Schmetterlinge zu Zeiten, da ich selbst am Sammeln behindert war, bin ich auch dem Herren Bischof in Jena verpflichtet, der mir namentlich lebende Exemplare des seltenen Crateronyx Dumeti, sowie der Ptilophora Plumigera überliess.

Endlich habe ich dem Herren Gerichtsnotar C. H. Reutti in Karlsruhe Dank zu sagen für Mittheilungen über die Lebensweise des Acentropus und Uebersendung von Raupen dieses interessanten Kleinfalters.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Oberlippe und Epipharynx von Vanessa Jo von oben gesehen.

lbr = Oberlippe.

ep = Epipharynx (darunter vorragend).

Fig. 2.

a = Oberlippe und Epipharynx von Micropteryx Caltella von oben gesehen.

b = Das gleiche von unten gesehen.

ole = Oberlippeneckstücke oder Seitenstücke (hornig u. auf d. Unterseite umgeschlagen).

ep = Epipharynxtheil?

Fig. 3. Oberlippe und Epipharynx von Micropteryx Semipurpurella.

hol = horniger oberer Theil.

ep = weichhäutiger, wohl der Epipharynxspitze entsprechender Theil.

Fig. 4. Mandibel von Micropteryx Caltella von der Innenfläche gesehen.

ir = ungezähnter vorspringender Innenrand der Schneide.

är = äusserer Rand der Schneide, am Grunde ungezähnt.

z = Zähne der Mandibel.

glh.I = innerer Gelenkhöcker.

glh.II = äusserer Gelenkhöcker.

glg = Gelenkgrube.

Fig. 5. Mandibelschneide von Micropteryx und zwar schräg auf die Schneidenfläche gesehen, nachdem das Organ in der Richtung der Schneidenlängsaxe zusammengedrückt wurde, so die Zahnreihen zeigend.

ir — ungezähnter Innenrand der Schneide.

är = basaler ungezähnter Theil des äusseren Randes, der nach oben in die äusserste Zahnreihe übergeht.

Fig. 6. Mandibel von Argyresthia Nitidella in ihrer Lagerung zwischen Oberlippenecke und Maxillenbasis.

mdbl = Mandibel.
lbr = Oberlippenecke. Darüber liegend.
pm = Palpus maxillaris. Darunter vorragend.
g = Gena.

Fig. 7.

a = Mandibel von Tineola Biseliella.
b = „ „ Tinea Pellionella.

Fig. 8. Mandibel von Crambus Tristellus.

Fig. 9. Maxille I von Micropteryx Caltella.

c = Cardo.
st = Stipes.
p.m = Palpus maxillaris, nur das I. Glied eingezeichnet.
m.ext = mala externa oder Aussenlade der Maxille (Rüsselanlage).
bgt = Basaler verhornter Theil der Aussenlade.
m.int = mala interna oder Innenlade der Maxille.

Fig. 10. Unterlippe, d. h. bloss das mentum mit den Labialpalpen und den Labialladen von Micropteryx Caltella von aussen gesehen.

pl = Palpus labialis. I, II, III seine drei Glieder.
m.ext = mala externa = Aussenlade der Unterlippe.
m.int = mala interna oder Innenlade der Unterlippe zum Ligularöhrchen verwachsen.
vr = vorderer horniger Rand des nach aussen geöffneten Ligularöhrchens.
hr = membranöse Hinterwand der Ligula.
hyp = durchschimmernde Contour des Hypopharynx.

Fig. 11. Dasselbe von Micropteryx Anderschella von innen gesehen (die Labialpalpen sind bis aufs Basalglied entfernt).

pl = Basalglied der Labialpalpen.
m.ext = mala externa = freie Aussenladen.
lg = Ligularöhrchen (Innenwand derselben).
hp = Hypopharynx.

Fig. 12. Maxille I von Tinea Pellionella.

p.m = Palpus maxillaris. I—V die 5 Glieder derselben.
rr = Rüsselrinne.
vh = Verschlusshaken jener.
tz = Tastzäpfchen.

Fig. 13. Maxille I von Tineola Biseliella.
pm = Palpus maxillaris I—IV seine 4 Glieder.
ml = *r* = Maxillarlade = Rüsselstummel.
tz = Tastzäpfchen.

Fig. 14. Acentropus Badensis ♂. Maxille I.
pm = Palpus maxillaris; I, II, III seine 3 Glieder.
ml = Maxillarlade oder Rüsselstummel.
tz = Tastzäpfchen.
rr = Rest der Rüsselrinne.
rst = Rinnenstift.

Fig. 15. Acentropus Badensis ♀ Maxille I vom dreigliederigen Palpus maxillaris ist blos das Basalglied gezeichnet. Bezeichnungen wie in Fig. 14.

Fig. 16. Maxille I von Trochilium (Secia) Apiformis ♂.
c = Cardo.
st = Stipes.
pm = Palpus maxillaris.
rtr = Rüsseltrachee.
trs I = Erste Tracheenschlinge.
tr_1 = Tracheenverschlingungen der Rüsselspitze.
ptr = Trachee des Palpus maxillaris.
tr_2' = Tracheenverschlingung im Palpus.
rr = Rüsselrinne.
rst = Rinnenstift.
tz = Tastzäpfchen.

Fig. 17. Maxille I von Episema Glaucina. In die linke Hälfte sind die Tracheenschlingen nicht eingezeichnet. Das Organ ist etwas an der Spitze umgeschlagen. Bezeichnungen wie in Fig. 16.

Benutzte Literatur.

1. Berge, F., Schmetterlingsbuch.

2. Brandt, Edw., Ueber die Anatomie des Hepiolus Humuli, im zool. Anzeiger 1880, III. Bd. S. 186, von Alex. Brandt nach einem Vortrage des Verfassers referirt).

3. Breitenbach, W., Vorläufige Mittheilung über neue Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln, im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV S. 308—317 (1877).

4. Breitenbach, W., Ueber Schmetterlingsrüssel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV S. 8—29 (1878).

5. Breitenbach, W., Beitrag zur Kenntniss des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften Bd. XV S. 151 ff.

6. Burgess, Edw., The Structure and Action of a Butterfly's Trunk. American Naturalist Vol. XIV, May 1880, No. 5.

7. Burgess, Edw., Contributions of the Anatomy of the Milk-Weed Butterfly (Danais Archippus). Aniversary Memoirs of the Boston Society of Natural History. Boston 1880.

8. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832—1842.

9. Claus, C., Handbuch der Zoologie, 1883 (illustrirte Ausgabe).

10. Cuvier, G., Regne Animal. Insectes.

11. Fabricius, Christian, Systema entomologiae. Flensburg und Leipzig 1775.

12. Gerstfeld, G., Mundtheile der saugenden Insecten. Dorpat 1853. (Magisterdissertation.)

13. Graber, Dr. V., Die Insecten, in: Die Naturkräfte. München 1877.

14. Kirbach, P., Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Vorl. Mittheil. im zool. Anzeiger, 1883. Jahrg. No. 151 S. 553.

15. Kirbach, P., Die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Leipzig 1883. (Dissertation.)

16. Kirby and Spence, An Introduction to Entomology. London 1859.

17. Meinert, F., Sur la conformation de la tete et sur l'interpretation des organes buccaux chez les Insects, ainsi que sur la systematique de cet ordre: Entom. Tidskr. Vol. I p. 147—150 (nur aus dem Referate von P. Mayer, in Carus' zool. Jahresbericht für 1880 S. 106 mir bekannt geworden).

18. Menzbier, M. A., Ueber das Kopfskelet und die Mundwerkzeuge der Zweiflügler. Bulletin de la Société imperiale des naturalistes de Moscou. 1880 No. 1 p. 8—70 (mit 2 Tafeln).

19. Möschler, H. B., Die Familien und Gattungen der europäischen Schwärmer. Separat-Abdr. aus Bd. XVII der Abhandl. der Naturforsch. Gesellsch. zu Görlitz.

20. Müller, Hermann, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Blumen und Blumen besuchende Insecten. Verhandl. d. naturhist. Ver. der preussischen Rheinlande und Westphalens 1869.

21. Müller, Hermann, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten.

22. Nolcken, Baron, J. H. W. v., Lepidopterologische Beiträge. Stettiner entomologische Zeitung 1869 p. 267—290. (No. 3 p. 275 —285 über Acentropus.)

23. Ochsenheimer und Treitschke, Die Schmetterlinge Europas.

24. Packard, A. J., The Ancestry of Insects. Chapter XIII of our Common Insects. Salem 1873.

25. Packard, A. J., A Monograph of the Geometrid Moth or Phalaenidae, of North-America. Report of the United States Geological Survay of the Territories by F. V. Hayden. Vol. X. Washington 1876.

26. Ratzeburg, J. Th. C., Die Forstinsecten. II. Theil, Berlin 1840. III. Theil und Anhang zum III. Theil, Berlin 1844.

27. Rössler, J. A., Versuch die Grundlage für eine natürliche Reihenfolge der Lepidopteren zu finden. Jahrbücher des Nassauischen Ver. f. Naturk. Jahrg. XXXI und XXXII. Wiesbaden 1878 u. 79. S. 220—231.

28. Rössler, Dr. A., Die Schuppenflügler (Lepidopteren) des königl. Regierungsbezirkes Wiesbaden und ihre Entwicklungsgeschichte. Jahrbücher des Nassauischen Ver. f. Naturk. Jahrg. XXXIII, 1880 und 1881, S. 1—393.

29. Savigny, Theorie des Organes de la bouche des animaux invertebres et articules. Paris 1816.

30. Speyer, Dr. A., Lepidopterologische Beiträge. I. Zur Kenntniss der Fühler und über das Vorkommen der Nebenaugen. Okens Isis 1838, Heft IV S. 278—314.

31. Speyer, Dr. A., Lepidopterol. Beiträge. II. Zur Kenntniss der Fühler und Bemerkungen über die systematische Anordnung der Schmetterlinge etc. Okens Isis 1839 S. 90—126.

32. Speyer, Dr. A., Bemerkungen über den Bau und die systematische Stellung der Gattung Acentropus Curt. Stettiner Entomologische Zeitung 1869 S. 400—406.

33. Speyer, Dr. A., Zur Genealogie der Schmetterlinge. 1869.

34. Staudinger und Wocke, Catalog der Lepidopteren des europäischen Faunengebietes. Dresden 1871.

35. Thon, Dr., Die Naturgeschichte der in- und ausländischen Schmetterlinge. Leipzig 1837.

36. Tichomirow, M. A., Ueber das Köpfchen von Bombyx mori. Sitzungsberichte der Gesellschaft von Freunden der Naturwissenschaften, der Anthropologie und Ethnographie zu Moscau. Sitzung am 6. Januar 1877. Moscau 1881. S. 19—22. (russisch.)

37. Walter, Dr. A., Palpus maxillaris Lepidopterorum. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII N. F. Bd. XI. 1884.

38. Wernebürg, A., Der Schmetterling und sein Leben. Berlin 1874.

Studien über Resorption seitens des Darmkanales.

Von

Dr. G. Leubuscher,

Assistent am pathologischen Institute in Jena.

(Aus dem physiologischen Institute zu Breslau.)

In der Vorrede zu seinen kürzlich veröffentlichten Untersuchungen „Beiträge zur Physiologie und Pathologie des Darmes“ hat NOTHNAGEL sein Bedauern ausgesprochen, dass in den letzten Jahren die Pathologie des Verdauungstractus verhältnissmässig selten Gegenstand wissenschaftlicher Bearbeitungen gewesen sei und daran die Hoffnung und den Wunsch geknüpft, dass sich auch diesem etwas vernachlässigten Gebiete die Aufmerksamkeit der Forscher mehr zuwenden möchte. Muss diesem Ausspruche auch unbedingt beigestimmt werden, so drängt sich daneben doch eine andere Frage in den Vordergrund, nämlich die: Wie steht es mit den Forschungen und Ergebnissen auf dem berührten Gebiete in einer anderen Wissenschaft, welche als Basis der Pathologie angesehen werden muss, in der Physiologie? Man kann die Physiologie des Verdauungstractus in zwei grosse Gruppen eintheilen, deren erstere die Secretion der Verdauungssäfte, ihre Zusammensetzung und die Umwandlung der eingeführten Nahrungsmittel durch sie umfasst, und eine zweite Gruppe, enthaltend die Arbeiten und Anschauungen über den Act der Einverleibung dieser Nahrungsstoffe, über die Art und Weise, wie diese Aufnahme zu Stande kommt. Der erste dieser Abschnitte, die Chemie der Verdauungssäfte, ist eingehend studirt worden, und sind unsere Kenntnisse hinsichtlich der Secretion sowohl, als der Beschaffenheit der Secrete und ihrer Einwirkung auf die verschiedenen Nahrungs-

mittel derart, dass sie bereits ein gesichertes Fundament abgeben. Ganz anders aber verhält es sich mit der zweiten Gruppe, mit der Resorption seitens des Verdauungstractus, im speciellen mit der Resorption seitens des Darmkanales. Wir wissen, dass ein grosser Theil der in den Darm gelangten Stoffe durch die Darmwand dringt, von den Blut- und Lymphgefässen aufgenommen wird; wodurch, durch welche Kräfte aber diese Aufnahme geschieht, ist noch wenig bekannt. Nicht als ob uns bezüglich dieser Frage Arbeiten und Versuchsergebnisse mangelten, im Gegentheil sind namentlich in den letzten 30 Jahren viele und eingehende Forschungen veröffentlicht worden, die sich mit den Erscheinungen der Resorption beschäftigten.

Das Studium der Frage hängt auf das innigste zusammen mit dem Studium der histologischen Beschaffenheit der Darmschleimhaut und mit dem Studium über die Beziehungen zwischen Blut- und Lymphgefässen. Schon vor 120 Jahren hat J. N. Lieberkühn die Hypothese aufgestellt: „Durch die Peristaltik des Darmes werden die zu resorbirenden Stoffe durch die Oeffnungen des Zottenhäutchens in die Zotten gepresst, gelangen vorerst in die Blutgefässe und aus diesen in die Chylusgefässe“ [1]), und zwar nahm Lieberkühn dabei praeformirte Oeffnungen in dem Zottenhäutchen als Durchgangspforten für die Nahrungsstoffe an.

Wir haben in dieser Hypothese Lieberkühn's eine Ansicht, die, zwar wesentlich modificirt, bis in die neueste Zeit hinein als für die Resorption geltend, Vertreter gefunden hat, nämlich die Annahme, dass es besonders physicalische Vorgänge sind, die den Resorptionsact bewirken. Die Endosmose, die Diffusion und die Filtration waren die Kräfte, durch die man sich bemühte, die Aufnahme der verschiedenen Stoffe durch die Darmwandung zu erklären.

Man nahm und nimmt zum Theil noch an, dass die Darmwandung eine poröse Membran darstelle, welche die innerhalb des Verdauungstractus befindlichen, relativ concentrirten Lösungen von Ernährungsmaterialien trenne von der an diesen Substanzen ärmeren Blut- und Lymphflüssigkeit und dass nun ein endosmotischer Strom in diese letzteren herüber stattfinde. Eine für die Aufnahme gewisser Stoffe in Anspruch genommene Filtration könne dadurch zu Stande kommen, dass durch die Contraction der Darmmusculatur ein Druck auf den Darminhalt ausgeübt würde.

[1]) Dissertat. de fabrica et actione villorum. 1760 cit. n. Spina: Ueber Resorpt. u. Secret.

Diese Erklärung der Resorption hatte nun anscheinend auch keine Schwierigkeit für eine Reihe von Körpern. Wasser und gelöste Salze, Zuckerlösungen etc. können auf diesem rein endosmotischen Wege aufgenommen werden. Bei Salzlösungen muss alsdann Wasser aus dem Blute in den Darm übertreten, während die Salzlösung selbst resorbirt wird. Je höher das endosmotische Aequivalent dieser Salzlösung ist, um so grösser muss die übergetretene Wassermenge sein, und mit diesen Annahmen stimmte ja auch die Beobachtung überein, die man z. B. bei der Einfuhr von Mittelsalzen, die eben ein hohes endosmotisches Aequivalent besitzen, gemacht hat.

Grössere Schwierigkeit für die Erklärung ihrer Resorption bereiteten schon die Eiweisskörper, die in Folge ihres hohen endosmotischen Aequivalentes sehr schwer diffundiren. Hier schienen die Versuche von FUNKE [1]) Aufschluss zu geben. FUNKE betonte, dass für die Resorption der Eiweisskörper der Uebergang in die leichter diffusiblen Peptone nothwendig sei. Er stellte Versuche an über die Resorption von Pepton- und von Eiweisslösungen und kam zu der Ansicht, dass unverändertes Eiweiss, wenn überhaupt, nur in ausserordentlich geringen Mengen aufgenommen würde.

Mögen nun aber diese Angaben von FUNKE bezüglich der leichten Diffusibilität der Peptone selbst als richtig bezeichnet werden — die von v. WITTICH angestellten Versuche [2]) sprechen dagegen, — so ist doch jedenfalls die Annahme widerlegt worden, dass unverändertes Eiweiss gar nicht oder nur in sehr geringen Mengen resorbirt würde. Durch Versuche von BRÜCKE, VOIT, BAUER, EICHHORST ist die Resorption von Casein, gelöstem Myosin, Alkalialbuminat, mit Kochsalz vermischtem Eiereiweiss, Leim nachgewiesen worden, und Experimente von CZERNY und LATSCHENBERGER haben sogar die Aufnahme von unverändertem Eiweiss durch die Dickdarmschleimhaut gezeigt.

Ist somit hier schon eine Lücke für die Annahme einer einfachen Endosmose, so tritt die Schwierigkeit oder besser gesagt, die Unmöglichkeit, die Aufnahme der Fette auf diesem Wege zu erklären, noch schärfer hervor. Das in den Darm gelangte Fett wird durch die Einwirkung der Galle und des pancreatischen Saftes in eine feine Emulsion verwandelt. Man findet, wenn man

---

[1]) FUNKE, Lehrb. d. Physiologie Bd. I S. 354 ff. IV. Auflage.
[2]) HERMANN, Handb. d. Phys. Bd. V II. S. 296.

die Darmwandung eines in Fettresorption begriffenen Thieres untersucht, die einzelnen Fetttröpfchen in den Epithelien der Schleimhaut, im Zottenparenchym, in den Chylusgefässen. Wie diese Fetttröpfchen durch die unversehrte Schleimhaut, d. h. durch eine mit Wasser durchtränkte Scheidewand, dahin gelangt seien, das hat man auf ganz verschiedene Weise zu erklären versucht. BRÜCKE [1]) suchte die Annahme einer Endosmose auch für die Fette dadurch zu stützen, dass er zeigte, dass die Epithelzellen des Darmes nicht geschlossen wären, sondern offen und dass also die Fetttröpfchen zu ihrer Aufnahme nicht erst eine Membran zu durchdringen brauchten, sondern sich direct mit dem zähflüssigen Protoplasma mischen könnten.

MOLESCHOTT und MARFELS [2]) glaubten für diese Annahme, resp. für die Annahme einer Filtration des Fettes entscheidende Beweise durch ihre Versuche liefern zu können. Sie stellten Experimente an über das Eindringen von festen unlöslichen Partikeln in die Epithelzellen und von hier aus in die Blut- und Lymphgefässe und glaubten positive Beweise dafür gefunden zu haben. Ihre Versuche bezogen sich einmal auf Emulsionen von fein vertheiltem Pigment der Chorioidea, welches sie theils lebenden Thieren in den Darm spritzten, theils unter Druck in die Darmschlingen todter Thiere brachten, wo sie dann diese Pigmentkörnchen sowohl in den Epithelzellen, als auch in den Chylusgefässen wieder aufgefunden haben wollen und zweitens auf das Einspritzen von geschlagenem Säugethierblut in den Darm von Fröschen, bei welchen sie im Herzblute die leicht kenntlichen Säugethierblutkörperchen gesehen zu haben angeben. Aber diese Versuche von MOLESCHOTT und MARFELS haben keine Bestätigung gefunden, so ist es z. B. DONDERS, der die mit Chorioidealpigment angestellten Versuche genau in der von MOLESCHOTT und MARFELS angegebenen Weise wiederholte, nicht gelungen, ein positives Resultat zu erhalten. Auch der Versuch von FUNKE gehört hierher, der ein fein emulgirtes Oel, welches bei Körpertemperatur fest ist (z. B. Stearin oder Wachs), in abgebundene Darmschlingen brachte und nach stundenlangem Verweilen in der Bauchhöhle nicht ein einziges Fetttröpfchen in den Epithelzellen auffinden konnte. Es

---

[1]) BRÜCKE, Ueber die Aufsaugung des Chylus aus d. Darmhöhle. Sitzungsber. d. k. Academie zu Wien. 1852 Bd. IX.
Wiener medicin. Wochenschr. 1852 Nr. 52.

[2]) Der Uebergang kleiner fester Theilchen aus dem Darmkanal in den Milchsaft u. d. Blut. Wiener medic. Wochenschr. 1854 Nr. 52.

müssen also die erwähnten Resultate der Versuche von MOLESCHOTT und MARFELS 'als auf irrigen Beobachtungen beruhend bezeichnet werden.

Weiterhin waren für die Erklärung der Fettresorption von grosser Bedeutung die Experimente von WISTINGHAUSEN [1]), die die Wichtigkeit der Galle für die Fettaufnahme zeigten. W. wies nach, dass die Durchtränkung thierischer Häute mit Galle oder Seifen die Membranen für Fette permeabel machte, indem sie die Capillarattraction für diese steigerte. Indessen hat sich trotz dieser Versuche die Annahme einer Endosmose für die Aufnahme des Fettes nicht viel Anhänger verschaffen können. Man wies namentlich darauf hin, dass die durch WISTINGHAUSEN gefundenen Thatsachen nicht hinreichend die reichliche und schleunige Aufnahme der Fette erklärten [2]).

Ferner sind Arbeiten von PEREWOZNIKOFF [3]) und WILL [4]) erschienen, die eine völlig neue Theorie über die Fettresorption aufstellten. Sie zeigten nämlich, dass bei Verfütterung der chemischen Componenten des Fettes, Glycerin und Fettsäuren, sich in den Epithelzellen Fetttröpfchen in derselben Art und Weise zeigten, wie bei der einfachen Fettfütterung und dass also den Epithelzellen die Eigenschaft zukomme, aus den Componenten das Fett zu bilden. Es war nach diesen Versuchen wahrscheinlich, dass das Fett gar nicht in Form von Emulsionen resorbirt würde.

Zuletzt will ich aus der grossen Reihe der über diesen Gegenstand erschienenen Publikationen noch einige Arbeiten anführen, die uns zu einer in der neuesten Zeit mehr und mehr zur Geltung gelangten Resorptionshypothese führen, zunächst eine Arbeit von THANHOFFER [5]). THANHOFFER untersuchte den Darm von Fröschen und kam zu dem Resultate, dass die Cylinderzellen der Schleimhaut Flimmerzellen darstellten, deren Cilien jedoch Bewegungen eigenthümlicher Art ausführten. Mit schnellenden, pfeilförmigen Bewegungen sah er sie aus dem Innern der Zelle hervorspringen, zwischen sie gelangte Fetttröpfchen erfassen und dieselben bei ihrem Zurückziehen in das Innere des Zellenleibes befördern.

---

1) Experimenta quaedam endosmotica Dissertat. Dorpat 1851.
2) LANDOIS, Physiologie.
3) Medicin. Centralblatt 1876.
4) Arch. f. die ges. Physiol. XX 1879.
5) Archiv für d. ges. Physiolog. VIII 1874.

Diese Angaben von THANHOFFER sind bisher bezüglich des Frosches nur theilweise von FORTUNATOW [1]) bestätigt worden.

Aehnliches, wie THANHOFFER bei Fröschen beobachtet hat, gelang WIEDERSHEIM [2]) für den Höhlenmolch (Spelerpes fuscus) festzustellen.

Das Protoplasma am freien Rande einzelner Zellen bei frischen Darmpräparaten war in activer amöboider Bewegung begriffen, und sah WIEDERSHEIM, dass einzelne protoplasmatische Fortsätze der Zellen ihre Form veränderten und in das Innere des Zellenleibes zurückgezogen wurden.

Wir haben in diesen Beobachtungen eine wesentliche Modification der bisherigen Anschauungen über die Resorption, dass nämlich eine active Thätigkeit der Zellen dabei mitspielt.

Schon JOHANNES MÜLLER hatte, allerdings ohne näher darauf einzugehen, darauf hingewiesen, dass möglicherweise den Epithelzellen der Schleimhaut direct eine Betheiligung für die Aufnahme der Stoffe aus dem Darme zukomme. In neuester Zeit sind diese Anschauungen in eingehender Weise betrachtet und studirt worden. Am lebhaftesten und energischsten für die active Zellenbetheiligung ist HOPPE-SEYLER eingetreten [3]). Er weist darauf hin, dass eine Filtration unmöglich bei der Resorption mitwirkend sein kann. Der Druck, der durch die Contraction der Darmmusculatur auf den Inhalt ausgeübt wird, kann nur ein geringer sein, weil der Inhalt seitlich ausweichen kann und nach vorwärts rückt. Für die Filtration ist ferner ausser einem ungleichen Druck eine genügende Festigkeit in der Lage der Theilchen des Filters nothwendig, fehlt diese, so gleicht sich der Druck durch ihre Bewegung aus, ohne dass die Flüssigkeit zur Bewegung durch die Poren genöthigt wird. Wird nun auf den Inhalt des Darmrohres ein Druck durch die peristaltische Contraction ausgeübt, so trifft dieser Druck in gleicher Weise die Oberfläche der Protoplasmen, welche letzteren vielleicht in seine Becher hinein gedrückt würden, aber auf keine Weise könnte Flüssigkeit durch die bewegliche, breiige Masse hindurchgedrückt werden. Auch die Osmose als Ursache der Resorption wird von HOPPE-SEYLER verworfen. Er weist auf ein Experiment hin, bei welchem Alcohol in den Darm

---

1) Archiv für d. ges. Physiolog. XIV, 1877.

2) Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher etc. 83: Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut.

3) HOPPE-SEYLER, Physiolog. Chemie.

von lebenden Thieren gespritzt wurde in einer Verdünnung, so dass das Protoplasma nicht verletzt wurde, und wo man nun beobachtete, dass der Alcohol aus dem Darme in das Blut übertrat, ohne dass Wasser in den Darm übergetreten wäre, was man nach physicalischen Gesetzen hätte erwarten sollen. — Uns scheint dieser Versuch nicht stichhaltig, weil wir über die Natur des in der lebenden Darmwand gegebenen Diaphragma nichts wissen und weil man bei Einschaltung gewisser Membranen zwischen Alcohol und Wasser, z. B. einer Gummimembran, ebenfalls einen Uebertritt vom Alcohol zum Wasser und nicht das Umgekehrte beobachten kann. — Auf der anderen Seite führt Hoppe-Seyler aus, dass die Resorption von Wasser abhängig ist von der gesunden Beschaffenheit der lebenden Epithelzellen und dass eine einfache Reizung dieser Zellen genügt, um den Strom in umgekehrter Richtung von Blut und Lymphe in das Darmrohr gehen zu lassen. So ist die Resorption z. B. bei Darmcatarrhen und bei der Cholera aufgehoben, bei welchen die oberflächliche Zellenschicht zerstört ist. Auch aus der Einwirkung einer Anzahl von toxischer Substanzen, von Phosphor, arseniger Säure, Antimonpräparaten etc., die die Cylinderzellen entweder nur reizen oder gänzlich tödten und damit die Resorption vermindern oder sie gänzlich aufheben, ist die Betheiligung der Protoplasmen bei der Resorption zu ersehen.

Nach Hoppe-Seyler ist es dann Spina [1]) gewesen, der in einer grösseren Arbeit der vorliegenden Frage näher getreten ist. Spina ging von der Ansicht aus, dass das Studium der Resorption an höher organisirten Thieren durch verschiedene Umstände zu sehr erschwert würde, und stellte er deshalb seine Untersuchungen an dem Darmkanal der Stubenfliege und deren Larven an, ferner an einem im Froschdarm vorkommenden Entozoon, dem Distoma cygnoides. Spina glaubt durch diese Untersuchungen zu sehr wichtigen Resultaten gelangt zu sein. Er fand, dass durch den Einfluss von verschiedenen Reagentien Formveränderungen des Darmes hervorgerufen werden konnten und dass diese Formveränderungen einhergingen mit Formveränderungen der Epithelien des Darmes, in der Weise, dass bei der Contraction ein Anschwellen der Epithelien, bei der Dilatation ein Abschwellen beobachtet wurde. Den zunächst liegenden Schluss, dass diese Aenderungen der Figuration der Epithelien an die Contraction, resp. Dilatation

[1]) Ueber Resorption und Secretion. Leipzig 1882.

des Darmes, gebunden seien und also gleichsam mechanisch zu Stande kämen, weist er zurück, da er beobachtete, dass die Vergrösserung der Zellen auch dann eintrat, wenn die, z. B. durch electrische Reizung, bewirkte Contraction infolge von festem Darminhalt nur gering ausfiel. In solchen Fällen sah er sogar, dass die sich vergrössernden Zellen, an dem festen Darminhalt einen Widerstand findend, die Darmwand mechanisch nach aussen drängten und so eine Erweiterung des Darmes bewirkten.

Auch war die Grösse der Zellenvolumsänderung nicht immer proportional der Grösse der Contraction oder der Dilatation. Spina fand ferner, dass die Zellen gelöste Farbstoffe aus dem Innern des Darmes bei ihrer Vergrösserung aufnahmen und dass sie dieselben bei ihrer Verkleinerung wieder abgaben und zwar wahrscheinlich in das Leibesinnere des Thieres. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass einmal active Formveränderungen der Epithelien existiren, und zweitens, dass bei diesen Formenveränderungen Inhalt aus dem Darm in das Innere der Zellen gelangt. Die Versuche, die Spina bezüglich der Resorption ungelöster Substanzen, Farbstoffkörnchen bei Fröschen anstellte, ferner über das Eindringen von Fäulnissbacterien in die Darmepithelien von Fliegenlarven sind negativ ausgefallen. Auch konnte er bei Fröschen, denen er Fettemulsionen in den Magen spritzte, nie jene allerfeinsten Fetttröpfchen, die er im Innern der Zellen fand, auch ausserhalb derselben finden. Er schliesst also daraus, dass die Annahme, dass die Fetttröpfchen der Emulsion von aussen in die Zellen gelangten, sehr unwahrscheinlich sei und dass vielmehr, wie Will es angegeben hat, die Epithelien aus den chemischen Constituenten des Fettes wieder Fett erzeugten. So interessant auch die Ergebnisse der Spina'schen Untersuchungen sind, so muss man sich doch fragen, ob die Erscheinungen, die am Insectendarm beobachtet werden, ohne weiteres auch auf den Darm der Wirbelthiere übertragen werden können. Hat doch Spina selbst schon Differenzen bezüglich der Resorption von Farbstoffkörnern bei Distoma cygnoides gegenüber dem Darm der Fliegenlarve constatirt — während bei ersteren ungelöste Körperchen des Darminhaltes in den epithelialen Belag eindrangen, war dieses bei letzteren nicht der Fall — und wenn er diese Verschiedenheit durch das Fehlen des Stäbchenorganes bei Distoma cygnoides zu erklären versucht, so ist das doch nur eine durch nichts bewiesene Hypothese.

Den hier zuletzt angeführten Arbeiten von Thanhoffer, Wie-

DERSHEIM, HOPPE-SEYLER, SPINA ist es aber zuzuschreiben, wenn man die bisher gangbar gewesene Hypothese der Filtration und der Endosmose grösstentheils fallen liess und begann die Resorption als eine Function der Epithelzellen des Darmes aufzufassen, wohlgemerkt ohne dabei die Möglichkeit einer Diffusion für gewisse Stoffe vollständig zu leugnen.

Ich habe auf Veranlassung von Herrn Geheimrath HEIDENHAIN einige Studien zur experimentellen Lösung der Frage angestellt: „Ist die Resorption im Darm lediglich die Folge von physicalischen Vorgängen, speciell von Diffusionsprocessen, oder treten bei der Resorption Erscheinungen auf, welche sich mit der Annahme einfacher physicalischer Diffusion nicht vereinigen lassen und auf eine specifische Betheiligung der Zellen der Darmschleimhaut hindeuten?" Im Gegensatz zu SPINA wurden zu den Versuchen höher organisirte Thiere, Hunde, verwendet, weil ich eben, wie bereits erwähnt, der Ansicht bin, dass eine Uebertragung der Verhältnisse am Insecten- und Würmerdarm auf den Darm von Säugethieren nicht ohne weiteres statthaft ist.

Vorversuche.

Ehe zur Bearbeitung des vorliegenden Themas geschritten werden konnte, war eine Reihe von Vorfragen zu beantworten, die sich theils aus der Durchsicht bereits veröffentlichter Arbeiten, theils aus der gewählten Versuchsmethode ergaben.

Es sind in den letzten Jahren zwei Arbeiten erschienen, die ein Licht darauf werfen, dass die verschiedenen Abschnitte des Darmes sich bezüglich der Resorption der verschiedensten Substanzen sehr different verhalten. Die eine dieser Publicationen stammt von TAPPEINER[1]). T. injicirte in abgebundene Darmschlingen von Hunden gallensaure Salze von bekanntem Gehalte und stellte nach drei- bis fünfstündigem Verweilen der angefüllten Schlinge in der Bauchhöhle quantitative Untersuchungen des Inhalts an. Das injicirte Volumen schwankte zwischen 30,0 und 50,0. Die angewendeten Präparate waren glykochols. Natr., cholsaures Natr. und Hundegalle, die bekanntlich nur taurocholsaures Natr. enthält. Auf diese Weise wurde der ganze Darm bis zum Coecum bezüglich seiner Resorptionsfähigkeit geprüft. Die Resultate, zu denen TAPPEINER kam, waren folgende: Im Duodenum

[1]) Ueber die Aufsaugung der gallensauren Alkalien im Dünndarm. Sitzungsber. d. k. Academie d. Wissensch. Bd. 77. III. 1878.

wurde weder glykochols., noch taurocholsaures Natr., noch aus cholsauren Lösungen etwas aufgenommen; im jejunum wurde glycocholsaur. Natr. leicht resorbirt; im ileum alle drei zur Verwendung gekommenen Lösungen. Der Widerstand gegen die Aufnahme in den nicht resorbirenden Abschnitten war ein sehr grosser, da die betreffenden Salze auch in sehr verdünnten Lösungen (0,2—0,5 %) nicht resorbirt wurden. Der Uebergang von nicht resorbirenden zu resorbirenden Darmstellen war kein allmählicher, sondern ein ziemlich schroffer. T. hat auch Versuche mit successiver Resorption angestellt, in der Weise, dass er bei Lösungen von nur 0,5 % die Darmschlinge durch einen die Bauchwunde durchsetzenden Gummischlauch in Verbindung mit dem die Resorptionsflüssigkeit enthaltenden Gefässe liess. Er fand dabei, dass allmählich die resorbirte Menge abnahm, wie er meint durch Ermüdung des Darms.

Die zweite erwähnte Arbeit von Lannois und Lépine[1]) betrifft eine grössere Reihe von Experimenten, an Hunden angestellt, bei welchen in abgebundene Darmschlingen an verschiedenen Abschnitten des Darmes eine Anzahl von Substanzen auf ihre Resorbirbarkeit geprüft wurde. Die Versuche bezogen sich auf Peptone, Zucker, Oele, Jodkalium und Harnstoff. Es stellte sich dabei heraus, dass die Resorption durchgängig bedeutend besser war im jejunum, als im ileum, und zwar trat diese Differenz besonders deutlich hervor für Peptone, am wenigsten ausgeprägt war sie für die zur Verwendung gekommenen Salze. Eine Erklärung für dieses wunderbare Verhalten der verschiedenen Darmabschnitte wurde von den betreffenden Autoren nicht gegeben.

Es lag auf der Hand, dass die Resultate der erwähnten Arbeiten in Betracht gezogen werden mussten, wollte man nicht von vornherein mit unberechenbaren Factoren operiren. Die Ergebnisse der Arbeit der beiden französischen Beobachter, die ich, wie ich gleich hier bemerken will, für einige von mir geprüfte Substanzen bestätigen kann, regten ausserdem die Frage an, welches die Ursache der verschiedenen Resorption in den verschiedenen Darmabschnitten sein mochte, und ob man nicht vielleicht in der anatomischen Beschaffenheit der Schleimhaut der verschiedenen

---

[1]) Sur la manière différente dont se comportent les parties superieures et inférieures de l'intestin grèle au point de vue de l'absorption et de la Transsudation. Archives de Physiologie p. Brown Séquard. 1883 I. S. 92.

Darmtheile irgend einen Anhaltspunkt für diese Verschiedenheit gewinnen könnte.

Zu diesem Zwecke wurde eine grosse Anzahl von Präparaten der Schleimhaut von Duodenum, Jejunum und Ileum von Hunden und Katzen untersucht, und wenn auch die in dieser Beziehung erlangten Resultate die Frage noch keineswegs als gelöst erscheinen lassen, so können sie doch wenigstens bis zu einem gewissen Grade dazu verwerthet werden. Die Präparate wurden theils dem frischen Darm entnommen, theils wurde der Darm in Alcohol gehärtet, die Schnitte auf verschiedene Weise gefärbt (Alaunkarmin; Hamatoxylin-Alaun; Haematoxylin-Kali bichromium; Bordeauxroth) und so untersucht.

Es ergab sich nun aus diesen Präparaten, dass allerdings Differenzen der Schleimhaut zwischen Duodenum, Jejunum und Ileum existiren und zwar bezüglich der Häufigkeit des Auftretens eines der Epithelschicht angehörigen Gebildes, Differenzen, die so auffallend sind, dass sie bei genauerer Untersuchung garnicht entgehen können; es handelt sich um das Vorkommen derjenigen Gebilde, die man als Becherzellen zu bezeichnen pflegt. Die Anzahl der Becherzellen in den verschiedenen Abschnitten des normalen Darmes ist eine grundverschiedene; während man im Duodenum gewöhnlich, im Jejunum immer nur eine äusserst geringe Anzahl von Becherzellen vorfindet, so dass man oft erst nach ihnen suchen muss, ist ihre Zahl im ileum eine mindestens um das zehnfache grössere. Diese Zellen finden sich sowohl zwischen den Epithelien der Oberfläche, als in den Drüsen selbst, gewöhnlich zahlreicher an ersterer Stelle. Im Ileum sind sie oft so häufig, dass man beim ersten Anblick glaubt, ganze Zotten wären nur mit Becherzellen statt mit dem gewöhnlichen Epithel ausgekleidet. Ihr Vorkommen im Duodenum anlangend, so sind sie hier gewöhnlich sparsam vorhanden, doch kann man auch ausnahmsweise seltene Fälle beobachten, in denen die Häufigkeit der Becherzellen fast die des Ileum erreicht.

Alle diese Befunde wurden, wie ich noch einmal wiederholen will, am völlig normalen Darm erhoben und waren die Ergebnisse, natürlich innerhalb einer gewissen Breite schwankend, constant.

Fragen wir uns nun, welche Bedeutung diesen Resultaten für die Resorption zuzumessen sei, so wäre zunächst eine andere Frage zu beantworten, welche Bedeutung überhaupt den Becherzellen im Darme zukommt, resp. welches ihr Verhältniss zu den normalen Epithelien sei.

Die ersten genaueren Untersuchungen über die Becherzellen stammen von GRUBY und DELAFOND, welche dieselben als „epithelium capitatum“ beschrieben und wurden sie in der Folgezeit häufig Gegenstand der Beobachtung, ohne dass man aber zu einem irgendwie sicheren Ergebnisse bezüglich ihrer Natur, ihrer Entstehung, als auch bezüglich ihrer Bedeutung gelangt wäre.

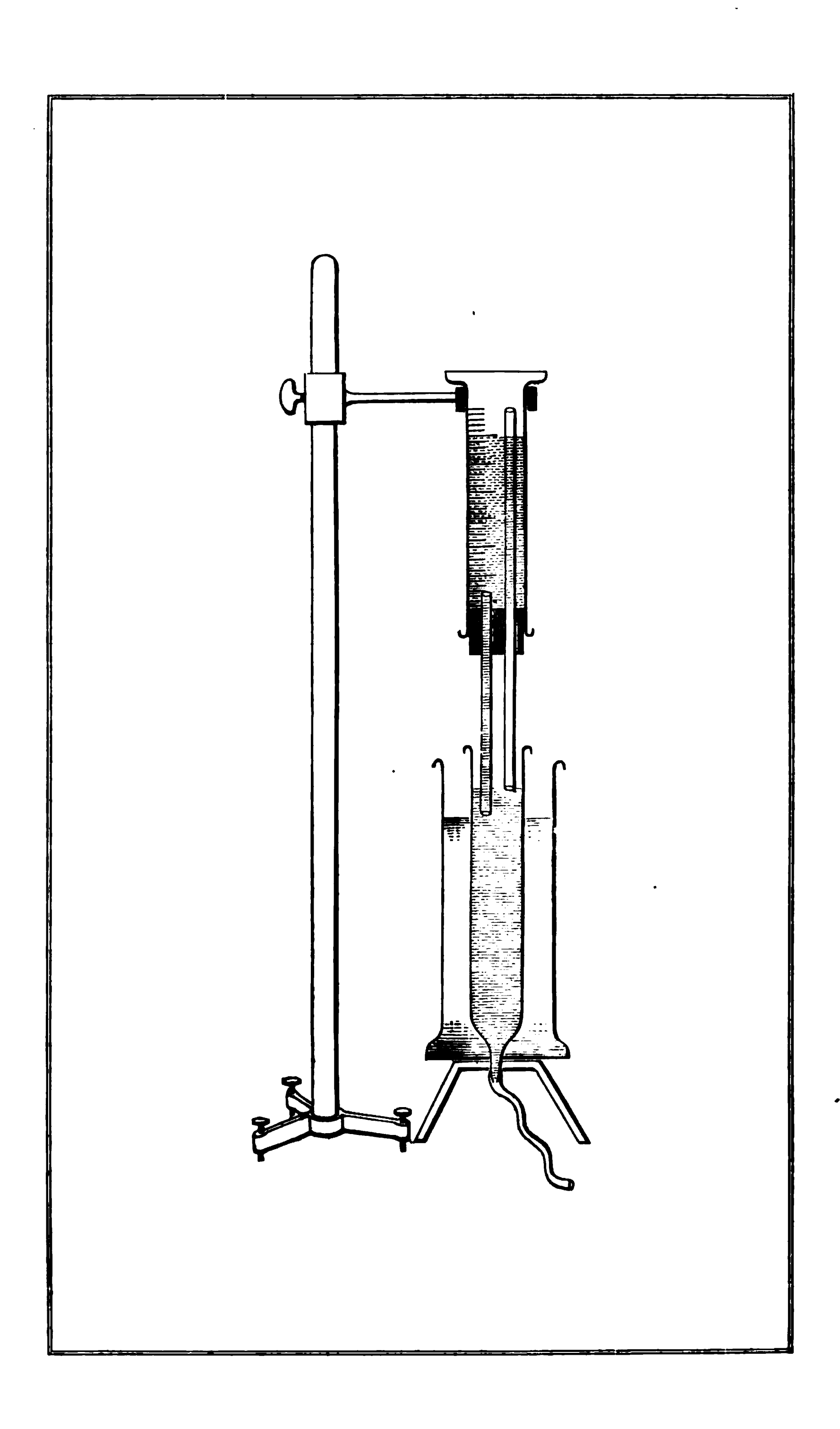
Während die einen Autoren die Becherzellen als Organe sui generis auffassten und ihnen demgemäss verschiedene Functionen zuertheilten, so hat LETZERICH z. B. den Becherzellen die Aufgabe der Fettresorption vindicirt, haben andere wieder die Vermuthung ausgesprochen oder aus ihren Beobachtungen geschlossen, dass die Becherzellen nur in Regeneration befindliche Cylinderepithelien, also eine Stufe derselben in ihrer Entwicklung darstellten, und andere sind wieder zu der Ansicht gelangt, dass die Darmepithelien durch eine schleimige Metamorphose ihres Inhalts sich in Becherzellen umwandelten und dass letztere so direct zur Bereitung des Darmschleimes in Beziehung ständen. Bezüglich der Lösung dieser Fragen will ich mich weiterer Ausführungen enthalten und nur auf eine Ansicht noch näher eingehen, die in neuester Zeit in SPINA wieder einen Vertreter gefunden hat. Es ist eine bekannte Thatsache, dass durch Einwirkung gewisser Agentien, wie Müller'scher Flüssigkeit, doppelt-chroms. Kali, Kalilauge, ferner bei Krankheiten, die destruirend auf die Epithelien der Darmschleimhaut einwirken, z. B. der Cholera, ein grosser Theil der Epithelien durch Gebilde, welche als Becherzellen imponiren, ersetzt werden kann. Diese Beobachtungen veranlassten SPINA, einfach die Becherzellen als Kunstproducte, als Producte der Präparation, oder als durch pathologische Processe erzeugt, zu bezeichnen und ihr physiologisches Vorkommen überhaupt zu leugnen. SPINA stellte auch eine Reihe von diesbezüglichen Versuchen an, die alle beweisen, dass, was auch nicht zu leugnen ist, eine grosse Reihe von chemischen und mechanischen Reizen eine Umwandlung von Epithelzellen in becherzellenähnliche Gebilde bewirken. Aber ist damit auch der zweite Theil der SPINA'schen Behauptung, dass die Becherzellen keine physiologischen Gebilde sind, erwiesen? Weil unter gewissen Verhältnissen eine Umwandlung in Becherzellen hervorgerufen werden kann, darum soll jede Becherzelle künstlich oder durch pathologische Processe erzeugt sein? Ich glaube, dass meine Untersuchungen, bei welchen von Producten der Präparation nicht die Rede sein konnte, bei welchen die Darmschleimhaut gesunder Thiere untersucht wurde, entschieden da-

gegen sprechen, und ich glaube, dass ebenso die unverkennbare, constante Differenz des Vorkommens dieser Gebilde in den oberen und untern Darmabschnitten entschieden dagegen spricht. Diese letzterwähnte Verschiedenheit im Bau der Schleimhaut kann aber, und damit komme ich auf das zurück, was ich oben bei den Motiven für die Anstellung dieser Untersuchungen in dieser Richtung angegeben habe, möglicherweise den Grund abgeben für die verschiedene Resorptionsfähigkeit des jejunum und des ileum, wie sie durch Lépine und Lannois festgestellt worden ist.

Einwirkung des Druckes auf die Resorption.

Wenngleich es nach den oben erwähnten Ausführungen von Hoppe-Seyler nicht wahrscheinlich war, dass dem Drucke, welcher auf der zu resorbirenden Flüssigkeit lastete, eine solche Bedeutung zukam, als die Anhänger der Filtrationshypothese es für nothwendig erachten mussten, so war auch andrerseits nicht von der Hand zu weisen, dass gleichviel, ob die Resorption Folge von physicalischen Vorgängen sein mochte, gleichviel ob sie durch active Zellenthätigkeit bewirkt würde, dennoch von dem Drucke ein gewisser Einfluss auf die Resorptionsmenge zu erwarten wäre. Wir bestrebten uns desshalb, zunächst diesen Einfluss des Druckes festzustellen. Es war dazu nothwendig, dass die zum Versuche benützte Darmschlinge fortdauernd in Verbindung blieb mit dem die Resorptionsflüssigkeit enthaltenden Gefässe und ferner, dass das Niveau dieser Flüssigkeit im Gefässe, auch während die Darmschlinge resorbirte, sich gleich blieb, dass also während der Dauer des Experimentes stetig der gleiche Druck auf der Darmwand lastete. Es kam, um diese Bedingungen zu erfüllen, folgender Apparat in Anwendung:

Eine nach oben offene Burette stand an ihrer untern Oeffnung mit einem Gummischlauch und dieser wieder mit einer in die Darmschlinge einzuführenden Canüle in Verbindung. An demselben Halter, welcher die Burette trug, war über letzterer ein oben völlig, unten durch einen doppelt durchbohrten Gummipfropfen geschlossener, graduirter Cylinder befestigt. Durch die beiden Oeffnungen des Gummipfropfes gingen zwei Glasröhren hindurch, von denen die eine dicht über dem Gummipfropf endigte, während die andere bis an das obere Ende des Cylinders heraufragte. Nach unten zu steckten beide Glasröhren in der Burette und konnten, da der obere Cylinder an dem Halter verstellbar war, in der Bu-



rette erhoben und gesenkt werden. Die beiden Glasröhren endigten ausserdem nicht in gleicher Höhe innerhalb der Burette — die dicht über dem Gummipfropfen des obern Cylinders endigende ragte etwa 2 cm. tiefer herab, als die andere. Wurde nun der obere Cylinder mit Flüssigkeit gefüllt, so floss letztere soweit in die Burette hinein, bis ihr Niveau in dieser, dem Niveau, bis zu welchem die obere Glasröhre herabreichte, entsprach. Alsdann konnte, da der Luftdruck es hinderte, nichts mehr abfliessen und erst dann, wenn aus der Darmkanüle, welche die einzige Oeffnung der Burette darstellte, Flüssigkeit austrat, konnte wieder etwas aus dem oberen Cylinder in die Burette nachfliessen, aber immer nur bis zum Ende der oberen Glasröhre (siehe Figur). Es war also durch die höhere oder niedrigere Stellung dieser Glasröhre der Druck bestimmt, unter welchem die Flüssigkeit aus der Canüle ausströmte oder wenn die Canüle in eine abgebundene Darmschlinge eingeführt war, der Druck, unter welchem die Flüssigkeit auf der Darmwandung lastete. An dem oberen graduirten Cylinder konnte man die abgeflossene Menge einfach ablesen und ergab die Differenz des nach Beendigung des Versuches in der Darmschlinge vorhandenen Flüssigkeitsquantums und dieser Menge das resorbirte Volumen.

Von Nebenapparaten ist noch zu erwähnen, dass um die Burette herum ein weiter Cylinder angebracht war, der während des Versuches mit heissem Wasser gefüllt wurde, um eine Abkühlung der Resorptionsflüssigkeit zu verhüten; demselben Zwecke diente ein weiter Gummischlauch, der um die von dem untern Ende der Burette zur Canüle gehende Leitung herumgelegt war und von heissem Wasser durchströmt wurde, und schliesslich kam noch ein doppelter Blechmantel in Anwendung, der, mit heissem Wasser gefüllt, über das Versuchsthier gedeckt, eine Abkühlung desselben nach Möglichkeit verhüten sollte.

Zu den Experimenten wurden ausschliesslich Hunde benutzt und geschah die Vorbereitung des Versuches in folgender Weise:

Die Hunde wurden, auf dem Rücken liegend, aufgebunden. In eine frei präparirte Vena facialis wurden, je nach der Grösse des Thieres, verschieden grosse Quantitäten Chloralhydrat (0,5—1,0) resp. eine Dose Morphium injicirt, nach eingetretener Betäubung dann die Tracheatomie gemacht, Curace injicirt und künstliche Respiration eingeleitet. Hierauf wurde das Abdomen in der linea alba geöffnet, eine bestimmte Darmschlinge (jejunum oder ileum) hervorgezogen, dieselbe in verschiedener Länge bei den einzelnen

Versuchen unterbunden und die gläserne Darmkanüle eingelegt [1]). Der Darm, der dabei so kurze Zeit wie möglich ausserhalb der Bauchhöhle gelegen, wurde dann vorsichtig reponirt und die Bauchwunde durch Näthe sorgfältig geschlossen. Der Apparat war natürlich vor dem Einbinden der Canüle bis zu seinem Ende mit Flüssigkeit gefüllt. Diese Methode fand für mehrere, unten angeführte Versuchsreihen Anwendung.

Die Prüfung des Einflusses des Druckes auf die Resorption wurde nun weiter in folgender Weise ausgeführt. Nachdem der Apparat für einen gewissen Druck, z. B. 100 mm. Wasser, eingestellt war, wurde die schliessende Vorrichtung geöffnet und nun strömte die Resorptionsflüssigkeit in den Darm hinein. Als Resorptionsflüssigkeit wurde für diese Versuche Aqua destillata verwendet. — (Hat man den Darm in offene Communication mit dem Apparat gesetzt, so kann man an der Flüssigkeitssäule in der Burette deutlich die Druckverhältnisse der im Darme befindlichen Flüssigkeit ersehen. Es treten fortwährende Schwankungen in ersterer auf, die den Athembewegungen entsprechen. Ferner zeigen sich peristaltische Contractionen der Schlinge durch ein Zurückströmen von Flüssigkeit aus dem Darm und Ansteigen der Burettenflüssigkeitssäule an. Die Athembewegungen bleiben natürlich aus, sowie der Weg zum Darm irgendwie verlegt ist, und ist dieses ein Moment, welches auf ein etwaiges Verstopftsein der Canülen zu schliessen gestattet). — Nach einer verschieden langen Zeit, ½ Stunde, 1 Stunde oder mehr, wurde der Zugang zur Canüle verschlossen und bestimmt, wieviel Flüssigkeit sich in der Darmschlinge befand. Zu diesem Zwecke war am andern Ende der abgebundenen Darmschlinge eine zweite kleine Canüle eingelegt worden und floss aus dieser dann die im Darme enthaltene Flüssigkeit aus [2]). Diese Flüssigkeitsmenge wurde von dem aus dem oberen Cylinder abgelaufenen Quantum abgezogen und entsprach

[1]) Von einem Ausspühlen des Darmes nahm ich Abstand, weil ich die dabei nothwendigen Manipulationen vermeiden wollte, und habe ich mich durch meine Versuche auch von der Unnöthigkeit einer derartigen Maassnahme in den meisten Fällen überzeugt.

[2]) Wie gleich hier bemerkt werden soll, ist dieses Verfahren aus verschiedenen Gründen unzweckmässig. Erstens gelingt es nicht sicher, die ganze Flüssigkeit aus dem Darm zu entfernen, da nur soviel herausfliessen wird, als nöthig, um die Wandungen der Schlinge zu entspannen und zweitens muss man, wie weiter unten gezeigt wird, überhaupt vermeiden, viele Ligaturen anzulegen, und ist eine solche beim Einbinden der zweiten Canüle nothwendig.

die erhaltene Differenz dem während der Zeit resorbirten Volumen. — Nun wurde der Apparat auf eine andere Druckhöhe eingestellt, betrug dieselbe also vielleicht 100, so wurde jetzt eine solche von 200 mm. Wasser gewählt, nun wurde wieder dieselbe Zeit, wie vorhin gewartet und auf's Neue die Resorptionsmenge bei dem veränderten Drucke bestimmt.

Auf diese Weise hatten wir es scheinbar in der Hand, die Resorption bei hohem und bei niedrigem Drucke zu berechnen; wir sagen scheinbar, denn es stellte sich heraus, dass noch ein anderer Factor mitspielte, der die in dieser Weise ausgeübte Versuchsmethode, unmöglich machte. Es zeigte sich nämlich, dass gleichviel, ob zum Anfang hoher, gleichviel ob niedriger Druck gewählt war, dennoch mit der Zeit stets die Resorption sank. Je länger der Versuch dauerte, um so weniger wurde resorbirt.

Ob die Abnahme der Resorption in den Versuchsbedingungen begründet ist oder ob es sich um eine Abnahme der resorbirenden Fähigkeit der Schleimhaut handelt, um eine „Ermüdung", das ist fraglich. Aus spätern Versuchen glauben wir jedoch mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen zu dürfen, dass, mag auch den Versuchsbedingungen ein gewisser Antheil an dieser Abnahme zugeschrieben werden können, dennoch die Hauptursache in irgend welchen physiologischen Veränderungen der Schleimhaut zu suchen ist. Wir glauben dies um so eher annehmen zu dürfen, als bereits durch ältere Versuche etwas ähnliches festgestellt worden ist. So hat FUNKE [1]) bei seinen Versuchen über die Resorption von Peptonlösungen gefunden, dass die Aufnahme des Peptons in den ersten Stunden bei weitem energischer vor sich geht, als in den folgenden, dass sie mit der Zeit schnell an Intensität abnimmt; und v. BECKER [2]) hat bezüglich der Zuckerresorption constatirt, dass mit der Zeit die Grösse der Zuckeraufnahme immer mehr sinkt, dass also Absorptionsgrösse und Versuchsdauer nicht in geradem Verhältnisse zu einander stehen. TAPPEINER schliesslich giebt für diejenigen seiner Versuche mit gallensauren Salzen, bei welchen er successive die Resorptionsflüssigkeit zufliessen liess, an, dass mit der Zeit die aufgenommene Menge abgenommen habe.

Es ergab sich also, dass auf diese Weise der beabsichtigte Zweck nicht erreicht werden konnte. Ein anderer Versuchsmodus

[1]) Lehrb. d. Physiologie Bd. I S. 358.

[2]) Ueber d. Verhalten d. Zuckers beim thierischen Stoffwechsel. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1854.

hätte nun darin bestanden, dass man verschiedene Hunde zum Vergleich mit einander benutzte, bei dem einen mit hohem, bei dem andern mit niedrigem Drucke operirte. Aber auch dieses Verfahren muss als nicht zum Ziele führend bezeichnet werden. Selbst gleich grosse, gleich altrige, zu derselben Zeit gefütterte Hunde wiesen an correspondirenden, gleich langen Darmstücken ausserordentlich grosse Differenzen der Resorption auf.

Ich führe hier zunächst einige Versuchsprotocolle für die Abnahme der Resorption mit der Zeit an.

Grosser Hund.

Der Darm ist in Resorption begriffen; die Chylusgefässe sind gefüllt. In eine nur wenig Inhalt habende Schlinge des untern jejunum wird die Canüle des Apparates eingeführt. Der Versuch war auf die angegebene Weise vorbereitet. Als Resorptionsflüssigkeit wird Aqua destillata verwendet.

I. Der Druck, unter welchem das Wasser in den Darm einfliesst, beträgt 200 mm. Wasser.

Zeit	Stand der Flüssigkeit im oberen Cylinder	Temperatur des Thieres	Blutdruck in der linken Carotis
9 Uhr 5 Min.	20	38,4	
9 „ 15 „	179	38,4	
9 „ 25 „	210	38,2	
9 „ 35 „	221	38,0	50 mm. Hg.
9 „ 45 „	238	37,7	55 „ „
9 „ 55 „	242	37,7	60 „ „
10 „ 5 „	244	37,7	70 „ „

Die zuführende Canüle des Apparates wird jetzt verschlossen, die abführende geöffnet. Im Darm sind 175 ccm. Inhalt. In den Darm geflossen sind im ganzen: 224. Resorbirt wurden 49 ccm.

II. Druck: 100 mm.

Zeit	Stand	Temperatur	Blutdruck
10 Uhr 20 Min.	24	37,6	
10 „ 30 „	60		
10 „ 40 „	88	37,5	70
10 „ 50 „	90	37,7	65
10 „ 55 „	90	37,7	65
11 „ 5 „	95	37,7	75
11 „ 20 „	100	37,6	

In der Darmschlinge sind 55 ccm. Flüssigkeit. Abgeflossen sind 76 ccm. Es wurden also resorbirt: 21 ccm.

III. Druck: 250 mm.

Zeit	Stand	Temperatur	Blutdruck
11 Uhr 45 Min.	178	37,2	
11 „ 55 „	270	37,0	
12 „ 5 „	294	36,5	80
12 „ 15 „	310	36,2	
12 „ 19 „	318	34,5	80
Der obere Cylinder wird gefüllt bei			
12 „ 21 „	30		
12 „ 25 „	38	34,0	
12 „ 35 „	38	34,0	
12 „ 45 „	38	33,8	

In der Darmschlinge sind 130 ccm. Abgeflossen sind 148 ccm. Es wurden also resorbirt 18 ccm.

In der 1. Stunde bei 200 mm. Druck wurden resorbirt 49 ccm.
„ „ 2. „ „ 100 „ „ „ „ 21 „
„ „ 3. „ „ 250 „ „ „ „ 18 „

Bei dem folgenden Experimente blieb der Druck während der ganzen Versuchsdauer gleich.

Kräftiger kleiner Hund.

Versuchsanordnung wie beim eben angeführten Experimente. Die Darmschlinge wird wiederum aus dem jejunum genommen, ist 25 cm. lang und völlig leer.

I. Druck: 100 mm.

Zeit	Stand d. Flüssigkeit	Temperatur	Blutdruck in d. Carotis
9 Uhr 5 Min.	65	36,8	
9 „ 15 „	100		
9 „ 25 „	145		
9 „ 35 „	168	36,6	60 mm. Hg.
9 „ 45 „	184		
9 „ 55 „	190	36,2	
10 „ 5 „	190	35,7	55 „ „

Abgeflossen im ganzen in die Schlinge: 125 ccm. Im Darm sind: 70 ccm. Es wurden resorbirt: 55 ccm.

II. Druck: 100 mm.

Zeit	Stand d. Flüssigkeit	Temperatur	Blutdruck
10 Uhr 10 Min.	190		
10 „ 20 „	252	35,7	50
10 „ 30 „	265	35,7	
10 „ 40 „	268		
10 „ 50 „	271	35,6	55
11 „	272	35,6	
11 „ 10 „	284	35,6	50

Abgeflossen sind im ganzen 94 ccm. Im Darme sind 76 ccm. Resorbirt wurden: 18 ccm.

III. Druck: 100 mm.

Zeit	Stand d. Flüssigk.	Temperatur	Blutdruck
11 Uhr 20 Min.	27	35,5	50
11 „ 30 „	70		
11 „ 40 „	73	35,5	
11 „ 50 „	73		
12 „	87	35,4	50
12 „ 10 „	96		
12 „ 20 „	100	35,4	

Abgeflossen sind 73 ccm. Im Darme sind 60 ccm. Resorbirt wurden: 13 ccm.

Es wurden also resorbirt in der 1. Stunde 55 ccm.
„ „ „ „ „ „ 2. „ 18 „
„ „ „ „ „ „ 3. „ 13 „

Es wurde nun zu folgendem Verfahren geschritten: Nicht wie bisher ein Apparat, sondern zwei von oben geschilderter Construction kamen in Anwendung; nicht eine Darmschlinge wurde auf ihre Resorptionsfähigkeit geprüft, sondern zwei bei demselben Hunde. Die Canülen der beiden Apparate wurden entweder in zwei dicht neben einander liegende Darmstücke oder in zwei von einander entfernte, aber in ihrer Lage genau bestimmbare Schlingen, z. B. oberes jejunum und unteres ileum, eingeführt. Es waren bei letzterer Methode, zwei von einander entfernte Darmstücke zu wählen, stets zwei Versuche nothwendig, um ein Experiment zu bilden, denn es musste jedesmal die verschieden grosse Resorptionsfähigkeit des jejunum und des ileum berücksichtigt werden. Liessen wir also das eine Mal die Jejunumschlinge unter einem Drucke von 100 mm., die Ileumschlinge unter einem Drucke von 200 mm.

resorbiren, so wurde das nächste Mal der Versuchsmodus umgekehrt; Jejunum 200 mm., Ileum 100 mm. Druck.

Was die Resorption in zwei dicht neben einander liegenden Darmstücken betrifft, so ist ihr Resultat, natürlich bei demselben Druck, im wesentlichen gleich, wie wir uns durch mehrere Versuche überzeugten.

Mittelgrosser Hund.

Zur Resorptionsflüssigkeit wird eine 0,5 % NaCl Lösung benutzt. Der Versuch wird in oben angegebener Weise vorbereitet. Die Canülen der beiden Apparate werden in zwei dicht an einander grenzende Jejunumschlingen eingeführt. Länge der oberen, nach dem Duodenum zu gelegenen Schlinge 19 cm., der unteren Schlinge 20 cm. Die beiden Darmschlingen sind anscheinend leer.

Druck 100 mm. Wasser.

Zeit	I. Obere Schlinge Stand d. Flüssigk. im obern Cylinder	II. Untere Schlinge Stand d. Flüssigk. im obern Cylinder
10 Uhr 15 Min.	96	45
10 „ 25 „	142	80
10 „ 35 „	166	95
10 „ 45 „	184	108
10 „ 55 „	200	110
11 „ 5 „	205	122
11 „ 15 „	208	128
11 „ 25 „	210	135
11 „ 35 „	212	140
11 „ 45 „	212	145
	Der Inhalt von Schlinge I betrug 64 ccm.	Der Inhalt von Schlinge II betrug 45 ccm.
	Abgeflossen waren 116 „	Abgeflossen waren 100 „
	Resorbirt 52 „	Resorbirt 55 „

Aehnliche Versuche habe ich noch für andere Darmabschnitte angestellt und überall constatirt, dass, falls die Schlingen nicht gar zu lang waren, die Resorption in benachbarten Schlingen keine wesentlichen Differenzen bot für die zur Aufsaugung benutzten Körper.

Die Experimente nun, nach obiger letzterwähnter Methode (mit 2 Apparaten) angestellt zur Bestimmung des Einflusses des Druckes auf die Resorption, ergaben folgende Resultate:

Es ist die Menge einer resorbirten Flüssigkeit bei verschiedenen Druckgrössen durchaus nicht gleich, sondern zeigt dieselbe je nach der Höhe des Druckes wesentliche Verschiedenheiten. Am

besten, d. h. am meisten resorbirt wird bei einem Drucke, der ungefähr zwischen 80—140 mm. Wasserdruck liegt. Ist der Druck höher, so wird mit der Zunahme des Druckes die Resorptionsmenge geringer, und dasselbe ist der Fall, wenn die Druckgrösse unterhalb der angegebenen Zahlen liegt. Es ist ferner die Höhe des für die beste Resorption geeigneten Druckes innerhalb gewisser Grenzen schwankend, einmal wird sie beeinflusst durch die zum Versuche benutzte Darmstrecke und zweitens ist sie abhängig von der Grösse und dem Kräftezustand des Versuchsthieres, oder richtiger gesagt, von der Höhe des Blutdruckes, ein Verhältniss, was weiter unten des näheren erläutert werden soll. Immerhin aber werden für die meisten Versuchsthiere die obigen Zahlen (80 bis 140 mm.) die entsprechenden Grenzen des Resorptionsmaximums abgeben.

Was ist nun der Grund für die geringere Resorption bei ganz niedrigem Druck; was ist der Grund für die Abnahme der Resorption bei höherem Druck?

Es scheint uns die plausibelste Annahme dafür folgende zu sein: Die resorbirende Darmfläche wird um so mehr leisten, je inniger ihre Berührung mit der zu resorbirenden Flüssigkeit ist. In leerem oder schwach gefülltem Zustande ist die Schleimhaut nicht entfaltet; letzteres wird aber eintreten, sobald der Druck eine gewisse, immerhin noch mässige Höhe erreicht hat. Infolge dessen ist die Resorption bei diesem mässigen Drucke besser, als bei ganz geringem. Bei hohem Drucke liegen die Verhältnisse anders; hier sind es wohl vorzugsweise zwei Möglichkeiten, die in's Auge gefasst werden müssen. Wenn man die Epithelzellen als resorbirende Organe ansieht, so ist es denkbar, dass durch hohen Druck direct eine Beeinträchtigung ihrer Functionsfähigkeit, ihrer Vitalität eintritt, und würde man für ein solches Verhalten ja Analogien von andern Organen, z. B. aus der Pathologie, heranziehen können. Oder aber, es findet infolge des hohen Druckes eine Beeinträchtigung der Circulation in der Darmwandung statt, sei es, dass die Blutgefässe, sei es, dass die Lymphgefässe mehr oder weniger comprimirt werden. Den Beweis für die erstere Hypothese zu erbringen, dürfte, wenn nicht ganz unmöglich, so doch äusserst schwer sein; man könnte höchstens aus anatomischen Veränderungen der Epithelzellen bei hohem Drucke den Schluss auf eine Beeinträchtigung ihrer Lebensfähigkeit ziehen, und ist zu bemerken, dass es nicht gelang, derartige Veränderungen an microscopischen Präparaten festzustellen. Anders verhält es sich

mit dem zweiten Punkt, dem auf mehrfache Weise näher getreten wurde [1]).

Wir versuchten nämlich zu bestimmen, wie sich der Ausfluss aus der Mesenterialvene einer abgebundenen Darmschlinge gestaltete, je nachdem die Schlinge leer, je nachdem sie unter hohem oder niedrigem Drucke gefüllt war. Wirkte ein hoher, auf der Darmwand lastender Druck in der Weise, dass die Darmgefässe comprimirt werden, so musste dementsprechend der Ausfluss aus der Mesenterialvene sich verlangsamen; bei mässigem Drucke oder bei leerer Darmschlinge musste er sich gleich bleiben.

Es wurden desshalb Versuche an grossen Hunden derart angestellt, dass eine Schlinge von ca. 15 cm. Länge unterbunden und in die von der Darmschlinge ausgehende Mesenterialvene eine Canüle eingelegt wurde. Dann wurde das Darmstück bei hohem und niedrigem Drucke gefüllt und die während der einzelnen Versuchsphasen aus der Vene ausfliessende Blutmenge gemessen. Dieses Verfahren wurde aber von uns verlassen, weil sich nach einiger Zeit, trotz angewendeter Vorsichtsmassregeln, gar zu leicht Gerinnungen in der Canüle bildeten. Wir modificirten die Versuchsanstellung jetzt so, dass wir nicht am lebenden, sondern am todten Hunde operirten und eine künstliche Durchblutung der Schlinge einleiteten. Unmittelbar nach der Tödtung des Hundes (durch Verbluten) wurde eine Darmschlinge von oben angegebener Länge unterbunden, die betreffende Arterie und Vene im Mesenterium frei präparirt, in jede eine feine Glaskanüle eingelegt, etwaige Anastomosen mit andern Gefässen als solchen, die zur Versuchsschlinge führten, sorgfältig ligirt. Die Arterienkanüle war mit einem Gummischlauch und einem Trichter verbunden und ergab die Höhe der Stellung des Trichters, die Höhe des Injectionsdruckes. Wir wählten einen solchen von 250—300 mm. Als Durchblutungsflüssigkeit wurde defibrinirtes Blut oder 0,5 % NaCl Lösung oder beide Flüssigkeiten miteinander vermischt, benutzt. Um die Menge der aus der Mesenterialvene ausströmenden Flüssigkeit zu bestimmen, wurde die Anzahl der Sekunden notirt, die zwischen dem Herabfallen eines Tropfens aus dem freien Ende der Mesenterialvenenkanüle vergingen bis zum Herabfallen des nächsten Tropfens.

Dieses Zeitverhältniss wurde zunächst für den leeren Darm, dann bei verschieden hohem, auf der Darmwandung lastendem

[1]) Siehe Anhang.

Drucke festgestellt. Es ergab sich nun ein Versuchsresultat, übereinstimmend mit der ausgesprochenen Hypothese. Bei stärkerm Darmdrucke nahm die Menge der aus der Mesenterialvene auslaufenden Flüssigkeit erheblich und je nach der Höhe des Druckes ab. Allzulange durften aber auch diese Versuche nicht fortgesetzt werden, denn, wie leicht ersichtlich, mussten an den todten Geweben Veränderungen, seröse Durchtränkung, Gerinnung etc. eintreten, die das Versuchsresultat dann illusorisch machten. — Um zu wissen, wie hoch bei einem grossen kräftigen Hunde, der den angeführten Versuchsbedingungen unterworfen, der Druck in einer der grossen Mesenterialvenen ist, stellten wir dieses durch Einführung einer Canüle und dadurch Verbindung mit einem Quecksilbermanometer fest. Es ergab sich ziemlich constant ein Blutdruck von 200 mm. Quecksilber.

Dass eine ungehinderte Blutcirculation überhaupt von wesentlichster Bedeutung für die Resorption ist und dass jedes Moment, welches eine Stauung in den Venen des resorbirenden Darmstückes sowohl, als auch eine Schwächung in der Energie der Herzthätigkeit hervorruft, im Stande ist, die Resorption auf das schwerste zu schädigen, wenn nicht gänzlich aufzuheben, haben ungesucht eine Reihe von Experimenten gelehrt. Es kam nicht gar zu selten vor, dass, gelegentlich anderer Versuche, eine Darmschlinge auffallend wenig oder gar nichts resorbirte, und meist fand sich dann als Grund irgend eine Circulationsstörung, sei es nun, dass bei Reposition der Schlinge in die Bauchhöhle eine theilweise Axendrehung des Mesenteriums stattgefunden, oder dass das Mesenterium zu sehr gezerrt wurde; sei es nun, dass infolge von Injection zu vieler Narcotica oder aus einem andern Grunde der gesammte Blutdruck erheblich gesunken war. Diese Beobachtungen werfen ein Streiflicht darauf, wie sich bei gewissen pathologischen Zuständen die Resorptionsverhältnisse gestalten mögen; wie Stauungen im venösen System des grossen Kreislaufes die Aufnahme von Nahrungsstoffen zu beeinträchtigen im Stande sind; wie die Resorptionsfähigkeit bei Individuen mit darniederliegender Herzthätigkeit ebenfalls unter der normalen Grenze liegen wird.

Versuche über den Einfluss des Druckes auf die Resorption.

Grosser Hund.

Versuchsanordnung und Versuchsvorbereitung wie bei den früher angeführten Experimenten.

Die beiden Apparate sind mit Aqua destillata gefüllt und mit 2 neben einander liegenden Jejunumschlingen in Verbindung gesetzt. Schlinge I ist 25, Schlinge II 26 cm. lang.

Zeit	Schlinge I (Druck 340 mm. Wasser) Stand d. Flüssigk. im obern Cylinder	Schlinge II (Druck 70 mm.) Stand d. Flüssigk. im obern Cylinder	Temperatur
9 Uhr 50 Min.	77	77	39,0
10 „	208	142	
10 „ 10 „	235	160	39,0
10 „ 20 „	239	162	
10 „ 30 „	246	169	
10 „ 40 „	251	179	38,8
10 „ 50 „	258	188	38,6
11 „	263	190	
11 „ 10 „	268	200	
11 „ 20 „	272	209	
11 „ 35 „	285	221	
11 „ 40 „	295	240	

In Schlinge I sind 192 ccm. Inhalt.
Abgeflossen sind 218 ccm.
Resorbirt . . . . 26 „

In Schlinge II sind 103 ccm. Inhalt.
Abgeflossen sind 163 ccm.
Resorbirt . . . . 60 „

Grosser Hund.

Versuchsanordnung genau wie beim vorigen Versuch.

Zeit	Schlinge I (Druck 330 mm.) Stand d. Flüssigk.	Schlinge II (Druck 85 mm.) Stand d. Flüssigk.
9 Uhr 20 Min.	138	124
9 „ 30 „	205	189
9 „ 45 „	216	198
9 „ 55 „	226	230
10 „ 5 „	228	232
10 „ 25 „	249	234
10 „ 35 „	277	242
10 „ 45 „	294	256
10 „ 55 „	303	270
11 „ 5 „	312	288
	Oberer Cyl. gefüllt	Oberer Cyl. gefüllt
11 „ 8 „	60	78
11 „ 15 „	60	82

In I sind 105 ccm.
Schlinge ist 25 cm. lang.
Abgeflossen 174 ccm.
Resorbirt 69 ccm.

In II sind 60 ccm.
Schlinge ist 26 cm. lang.
Abgeflossen 168 ccm.
Resorbirt 108 ccm.

Grosser Hund.

Dieselbe Versuchsanordnung.

Zeit	Schlinge I (Druck 80 mm.) Stand d. Flüssigk.	Schlinge II (Druck 100 mm.) Stand d. Flüssigk.	Temperatur
11 Uhr 25 Min.	152	30	38,9
11 „ 30 „	198	110	39,2
11 „ 40 „	225	140	39,2
11 „ 45 „	230	162	39,2
11 „ 50 „	240	182	
11 „ 55 „	247	190	
12 „	247	194	
12 „ 10 „	250	206	
12 „ 25 „	235	222	
12 „ 35 „	266	250	
12 „ 45 „	271	252	39,1
12 „ 46 „	275	264	
	Cylinder gefüllt		
12 „ 48 „	164	—	
12 „ 55 „	166	264	
1 „ 5 „	168	276	
1 „ 7 „	172	294	

(In der untern Burette sind infolge zuletzt eingetretener peristalt. Contractionen der Schlinge 34 ccm. Flüssigkeit aus dem Darm zurückgetreten. „Ueberdruck").

In Schlinge I sind 37 ccm. Flüssigkeit.
Schlinge I 28 cm. lang.
Abgeflossen 131 ccm.
Resorbirt 94 ccm.

In Schlinge II sind 65 ccm. Flüssigkeit.
Schlinge II 28 cm. lang.
Abgeflossen 264 ccm.
Davon abgezogen die 34 ccm. „Ueberdruck" und der Schlingeninhalt.
Resorbirt 165 ccm.

Versuch über den Ausfluss aus einer Mesenterialvene bei hohem und niedrigem Drucke.

Nachdem der zu einem andern Versuche benutzte grosse Hund durch Verbluten getödtet ist, wird in der oben angeführten Weise verfahren. (Die einzelnen Ziffern geben die Anzahl der Sekunden an, die zwischen dem Herabfallen zweier Tropfen aus der Mesenterialvenenkanüle verstrichen). Als Durchblutungsflüssigkeit wird zur Hälfte 0,5 % NaCl Lösung, zur Hälfte defibrinirtes Blut genommen.

I	II	III	IV
Darm leer	Darm wird gefüllt (Druck 400 mm. Wasser)	Darm wieder leer	Darm wieder gefüllt (Druck 300 mm.)
1) 13	1) 49	1) 7	1) 23
2) 14	2) 36	2) 8	2) 29
3) 15	3) 31	3) 8	3) 25
4) 15	4) 27	4) 8	4) 26
5) 16	5) 34	5) 9	
6) 15	6) 35	6) 9	
7) 16	7) 32	7) 9	
8) 17	8) 31		
9) 16	9) 30		
10) 16	10) 28		
11) 18	11) 28		
12) 17	12) 25		
	13) 28		
	14) 30		

V	VI	VII	VIII
Druck 400 mm.	Darm leer	Druck 100 mm.	Darm leer
1) 43	1) 7	1) 10	1) 10
2) 39	2) 8	2) 10	2) 10
3) 41	3) 8	3) 12	3) 11
4) 41	4) 9	4) 10	4) 11
	5) 9	5) 11	
	6) 8	6) 11	

Grosser Hund.

Versuchsanordnung wie angegeben. Jejunumschlinge 16 cm. lang.

I	II	III	IV	V
Darm leer	Druck 350 mm.	Darm leer	Druck 200 mm.	Darm leer
1) 6	1) 17	1) 7	1) 14	1) 8
2) 6	2) 18	2) 9	2) 14	2) 8
3) 7	3) 17	3) 8	3) 15	3) 9
4) 7	4) 19	4) 10	4) 14	4) 8
5) 6	5) 18	5) 9	5) 16	
6) 8				

VI	VII	VIII	IX	X
Druck 100	Darm leer	Druck 350	Darm leer	Druck 200
1) 9	1) 9	1) 22	1) 8	1) 11
2) 10	2) 10	2) 23	2) 8	2) 10
3) 9	3) 10	3) 25	3) 8	3) 11
4) 10	4) 9	4) 24		

XI	XII	XIII	XIV
Darm leer	Druck 200	Druck 300	Darm leer
1) 6	1) 11	1) 13	1) 5
2) 7	2) 12	2) 14	2) 6
3) 7	3) 12	3) 14	3) 6

Resorption von Salzen.

Bezüglich der Resorption von Salzen glaubt man meistentheils auch noch heute, dass sie nach den Gesetzen der Endosmose resorbirt werden. Die Gesetze würden erfordern: Wenn Salze in gleicher Concentration im Darme wie im Blute vorhanden sind, so werden sie unverändert den Darm passiren, sind sie in stärkerer Concentration im Darme enthalten oder fehlen sie im Blute ganz, so gehen sie zum Theil nach endosmotischen Gesetzen in die Epithelien und von da in die Blutmasse über, entziehen aber dieser, entsprechend ihrem endosmotischen Aequivalent eine gewisse Menge Lösungswasser, oder endlich werden sie in sehr concentrirtem Zustande in den Darm eingeführt, so überwiegt der Wasserstrom vom Blute zum Darm so bedeutend, dass die Erfüllung des Darmrohres mit Flüssigkeit — Entleerung diarrhöischer Stühle — die Folge ist. —

Genauere Angaben über das Verhalten von Salzlösungen in abgebundenen Darmschlingen lebender Thiere, finden wir in den Versuchsergebnissen von Funke[1]). Funke brachte in abgebundene Darmschlingen von Kaninchen Kochsalzlösungen verschiedener Concentration und untersuchte nach einiger Zeit den Rückstand in der Schlinge. Die Resultate, zu denen er gelangte, waren folgende: Das Resorptionsquantum des Kochsalzes wächst mit der Concentration der injicirten Lösung; die Resorptionsgrösse sinkt mit der Zeit des Versuches; die Resorptionsgrösse wächst nicht in geradem Verhältnisse mit der resorbirenden Oberfläche.

Weiter sind dann bezüglich des in Frage stehenden Gegenstandes Arbeiten aus der pharmacologischen Litteratur[2]) bekannt und zwar aus dem Kapitel über die Wirkung der Mittelsalze.

Liebig glaubt nach den oben angeführten Gesetzen der Endosmose die Wirkung der Mittelsalze erklären zu können und nahm demzufolge an, dass, je concentrirter eine Salzlösung sei, sie auch um so kräftiger wirken müsse. Dieser Annahme widersprechen die Ergebnisse Aubert's, der den Einfluſs der Concentration der Salzlösung für die abführende Wirkung leugnete und

---

[1]) Funke, Lehrbuch d. Physiologie.

[2]) Nach den Handb. d. Arzneimittellehre von Nothnagel und Rossbach und von Harnack.

letztere durch eine Reizung der Darmnerven zu erklären versuchte. Buchheim nahm dann weiter an, dass die Abführwirkung auf einer Retention der normaler Weise im Darm vorhandenen Flüssigkeit beruhe, dass also das betreffende Salz eine resorptionshindernde Wirkung entfalte. Dagegen sahen Voit und Bauer, Moreau, Lauder Brunten, Brieger, die Mittelsalze in abgebundene Darmschlingen brachten, eine sehr starke Flüssigkeitsansammlung im Innern der Schlinge auftreten. Von Interesse sind dann ferner die Versuche von Hay. Derselbe zeigte, dass bei Einfuhr concentrirter Salzlösungen das Blut zwar Wasser verliert, aber nicht auf dem Wege der Transsudation, sondern auf dem Wege der Secretion von seiten der Darmschleimhaut. Die nach Einbringung sehr concentrirter Glaubersalzlösungen sich im Darm nach einiger Zeit vorfindende Flüssigkeit enthielt viel Mucin und zuckerbildendes Ferment, keinen abnormen Eiweissgehalt und kein auf Eiweiss oder Fett wirkendes Ferment. Es handelt sich also nur um ein sehr salzreiches Secret, kein Exsudat.

Es wären dies im grossen und ganzen die über das Verhalten und über die Resorption von Salzlösungen bekannten Ergebnisse.

Unsere Versuche wurden nun in der Weise angestellt, wie wir es für die Bestimmung des Einflusses des Druckes auf die Resorption bereits angeführt haben, d. h. mit zwei Apparaten oben geschilderter Construction; in die eine Darmschlinge floss Aqua destillata, in die andere Schlinge die betreffende Salzlösung. Zu letzterer wurde zunächst eine Lösung von chemisch reinem Kochsalz benutzt. Beide Flüssigkeiten lasteten unter einem und demselben Druck auf der Darmwandung und zwar meist mit einem Drucke von 100 mm., weil hierbei nach den angeführten Ergebnissen die beste Resorption zu erwarten war.

Fast ausschliesslich wurden die beiden Schlingen aus dem Jejunum genommen und in der Weise verfahren, dass wir bei dem einen Versuche in die obere Darmschlinge die Salzlösung einfliessen liessen, bei dem nächstfolgenden Versuche in die untere, um so allen möglichen, wenn auch kleinen durch die Lage der Schlingen bedingten Versuchsfehlern aus dem Wege zu gehen.

Die Concentration der benutzten Kochsalzlösungen war eine verschiedene, und je nach der Concentration gestaltete sich das Versuchsergebniss natürlich auch ausserordentlich verschieden.

Zuerst wurde der eine Apparat, also auch die eine Schlinge mit 10 % NaCl Lösung gefüllt. Das Ergebniss war ein sehr kla-

res. Es floss zunächst aus der Burette ungefähr so viel aus, als nöthig war, um die Darmschlinge zu füllen, dann cessirte der Abfluss eine Zeit lang völlig, schliesslich flossen wieder einige wenige Cubikcentimeter ab und endlich hörte das Abfliessen nicht nur auf, sondern es trat Flüssigkeit aus dem Darm in die Burette zurück, es entstand „Ueberdruck“. Aqua destillata in der andern Schlinge wurde dabei ungestört resorbirt.

Versuch.

Kleiner Hund.

Druck der Flüssigkeiten 100 mm. 2 Schlingen im jejunum unterbunden. Länge der Schlinge, die mit dem 10 % NaCl Lösung enthaltenden Apparate verbunden war, 21 cm, die der Aqua destillata Schlinge 20 cm. Versuch wird in der angegebenen Weise vorbereitet. Hund hat vor 14 Stunden zuletzt gefressen.

Zeit	I. 10 % NaCl Lösung. Stand der Flüssigkeit	II. Aqua destillata. Stand der Flüssigkeit
11 Uhr 30 Min.	180	110
11 „ 35 „	160	140
11 „ 30 „	160	150
11 „ 45 „	160	165
11 „ 50 „	160	176
12 „	158	201
12 „ 10 „	154	216
12 „ 20 „	151	244
12 „ 30 „	148	244
12 „ 40 „	148	254
12 „ 50 „	148	259
1 „ — „	148	272

Ueberdruck verursacht durch 25 ccm. Flüssigkeit.
Inhalt der Schlinge 50 ccm.
Abgeflossen . . . 32 „
Schlingen-Inhalt u. Ueberdruck . . 75 „
— 43 ccm.

Inhalt der Schlinge 42 ccm.
Abgeflossen . . . . 162 „
Resorbirt . . . . . 120 ccm.

Die Oberfläche der Schlinge I (10 % NaCl Lösung) hatte ein serös glänzendes Aussehen, war mit hellem glasigem Schleim bedeckt. Die microscopische Untersuchung des Epithels ergab zwar das Vorhandensein einer mässigen Anzahl von Becherzellen, indessen war die Zahl dieser Gebilde in einem benachbarten Stücke unversehrten Darmes eine anscheinend eben so grosse. An dem

Basalsaum der Epithelien waren die Stäbchen sehr deutlich zu sehen. Eine Abnormität fand sich sonst nicht vor.

Aus dem angeführten Versuche geht also hervor, dass bei fortgesetzter Injection von 10 % NaCl Lösung in eine abgebundene Schlinge eine Aufnahme von Flüssigkeit nicht stattfindet, sondern dass im Gegentheil in das Darmlumen hinein Flüssigkeit ausgeschieden wird.

Weiter wurden nun Salzlösungen von geringerer Concentration verwendet und zwar zunächst solche von 5 % NaCl Gehalt.

Die Ergebnisse sind im wesentlichen analog denen der 10 % Lösung, auch möchten wir nicht behaupten, dass die in das Innere erfolgte Flüssigkeitsausscheidung eine geringere war, im Gegentheil war der Austritt von Flüssigkeit in das Darmlumen bei einigen Versuchen hier noch grösser, als bei dem oben angeführten Experiment. Auch die macroscopischen Veränderungen an der Oberfläche der Schleimhaut erschienen noch deutlicher.

Versuch.

Kleiner Hund.

Versuchsanordnung wie früher. Der mit Aqua destillata gefüllte Apparat wird in Verbindung gesetzt mit einer Schlinge des unteren jejunum, der mit 5 % NaCl Lösung gefüllte mit einer Schlinge des oberen ileums. Länge von Schlinge I 20 cm., von Schlinge II 15 cm. Hund hat vor 40 Stunden Nahrung bekommen.

Druck 100 mm.

Zeit	I (5 % NaCl Lösung). Stand	II (Aqua destillata).
9 Uhr 40 Min.	50	52
9 „ 50 „	91	101
10 „	94	125
10 „ 10 „	94	142
10 „ 20 „	94	152
10 „ 30 „	94	170
10 „ 40 „	94	174
10 „ 50 „	94	179
11 „	94	185
11 „ 10 „	94	190

Ueberdruck . .	23 ccm.		
In Schlinge I .	102 „	In Schlinge II	70 ccm.
Abgeflossen . .	44 „	Abgeflossen .	138 „
Ueberdr. u. Inhalt	125 „	Resorbirt . .	68 „
—	81 ccm.		

Die Schlinge I, welche 5 % NaCl Lösung enthalten, war an der Oberfläche mit dichten Schleimmassen bedeckt; die microscopische Untersuchung ergab das Vorhandensein zahlreicher Becherzellen (Ileum!). Die Stäbchen im Epithelialsaum waren sehr deutlich.

Die nächste Concentration der Salzlösung, die auf ihre Resorption geprüft wurde, war eine 2 % NaCl Lösung. Es zeigte sich, dass auch hier von der Flüssigkeit nichts resorbirt wurde, doch fand auf der andern Seite kein oder doch nur ein geringer Uebertritt von Flüssigkeit in den Darm statt. Die macroscopischen Veränderungen an der Schleimhautoberfläche waren ebenfalls nur geringfügig; bei einigen Versuchen fand sich auf der Schleimhaut ein geringer Schleimbeleg vor, der in anderen fehlte. Microscopisch waren Veränderungen nicht zu constatiren.

Versuch.

Mittelgrosser Hund.

Versuchsanordnung wie früher. Zur Resorptionsprüfung werden 2 Jejunumschlingen verwendet, deren eine mit dem 2 % NaCl Lösung enthaltenden Apparate verbunden wird, die andere mit der Aqua destill. enthaltenden. Beide Schlingen 23 cm. lang. Hund seit 40 Stunden nüchtern.

Zeit	I. 2 % NaCl Stand	II. Aqua destillata Stand
9 Uhr 30 Min.	42	61
9 „ 40 „	86	95
9 „ 50 „	90	105
10 „	90	108
10 „ 10 „	94	115
10 „ 20 „	94	125
10 „ 30 „	94	132
10 „ 40 „	96	140
10 „ 50 „	96	145
11 „	96	154

I.		II.	
Ueberdruck	8 ccm.		
Inhalt	44 „	Inhalt	50 ccm.
Abgeflossen	54 „	Abgeflossen	93 „
Resorbirt	+ 2 „	Resorbirt	43 „

Versuche, angestellt mit 1 % NaCl Lösung gegenüber Aqua destillata ergaben folgendes Resultat: Es wird bei Injection einer 1 % NaCl Lösung Flüssigkeit resorbirt, indessen ist die resorbirte Menge stets um ein bedeutendes geringer, als die des resorbirten Wassers. Die Differenz der Resorptionsquantitäten zwischen die-

sen beiden Flüssigkeiten ist schwankend, aber in keinem einzigen unserer diesbezüglichen Experimente erreichte oder überstieg die Resorption der 1 % NaCl Lösung die der Aqua destillat.

Versuch.

Grosse Hündin.

Versuchsanordnung wie früher. Der mit 1 % NaCl Lösung gefüllte Apparat wird in Verbindung gesetzt mit einer 20 cm. langen Schlinge des unteren jejunums; der mit Aqua destillata gefüllte mit einer 22 cm. langen Schlinge des oberen ileums. Hund seit 12 Stunden nüchtern.

Druck 100 mm.

Zeit	I (1 % NaCl Lösung) Stand	II (Aqua destillata) Stand
11 Uhr 40 Min.	52	26
11 „ 50 „	88	88
12 „	102	115
12 „ 10 „	121	145
12 „ 20 „	128	159
12 „ 30 „	140	181
12 „ 50 „	146	188
1 „	158	223
1 „ 10 „	168	234
1 „ 20 „	185	259
	Inhalt von I 78 ccm.	Inhalt von II 95 ccm.
	Abgeflossen 133 „	Abgeflossen 233 „
	Resorbirt 55 „	Resorbirt 138 „

Ganz anders gestalteten sich nun die Resultate, als Concentrationen der Salzlösungen von ½ % und ¼ % NaCl im Vergleiche mit der Resorption von Aqua destillata verwendet wurden. Was zunächst die Salzlösungen von ½ % anlangt, so fanden wir bei weitaus in der Mehrzahl der Versuche, dass diese Lösungen besser oder wenigstens gleich resorbirt wurden, wie Wasser; nur in einigen wenigen Experimenten war die Flüssigkeitsaufnahme etwas schlechter, als bei dem Vergleichsobject. Wir gingen nun mit der Concentration der Salzlösung noch weiter herunter bis zu ¼ % und hierbei erwies sich, dass bei diesem Gehalt an NaCl die Resorption bedeutend besser war, ja mitunter ganz colossale Differenzen der „Salzschlinge“ gegenüber der „Wasserschlinge“ auftraten. Betreffs dieses Punktes, der wie uns scheint, für die vorliegende Frage von grosser Bedeutung ist, wurden eine grosse Reihe von Experimenten angestellt und alle ohne Ausnahme ergaben das angeführte Resultat.

Versuch.

Grosser Hund.

Versuchsanordnung wie früher. Der eine, mit 0,5 % NaCl Lösung gefüllte Apparat wird in Verbindung gesetzt mit einer Schlinge des oberen jejunum, der andere, mit Aqua destillata gefüllte Apparat mit einer Schlinge des untern jejunum. Hund seit 12 Stunden nüchtern.

Zeit	I. (½ % NaCl Lösung). Stand	II. (Aqua destillata). Stand
11 Uhr 25 Min.	142	141
11 „ 35 „	222	220
11 „ 45 „	231	229
11 „ 50 „	260	250
11 „ 55 „	270	253
12 „ 5 „	290	270
12 „ 10 „	306	277
12 „ 15 „	321	285
12 „ 25 „	342	296

	I.		II.
In der Schlinge:	80 ccm.	In der Schlinge:	72 ccm.
Abgeflossen:	200 „	Abgeflossen:	155 „
Resorbirt:	120 „	Resorbirt:	83 „

Versuch.

Mittelgrosser Hund.

Versuchsanordnung wie früher. Die beiden Apparate, der eine mit ¼ % NaCl Lösung, der andere mit Aqua destillata gefüllt, werden mit zwei Jejunumschlingen verbunden. Darm ist in Resorption begriffen; die Chylusgefässe gefüllt, die Blutgefässe stark injicirt.

Zeit	I. ¼ % (NaCl Lösung). Stand	II. (Aqua destillata). Stand
10 Uhr 30 Min.	45	134
10 „ 40 „	125	242
10 „ 50 „	154	274
11 „	195	300 gefüllt bis
11 „ 10 „	251	54
11 „ 20 „	295	94
11 „ 23 „	302	118
11 „ 25 „	gefüllt bis 15	145

Zeit	I. ¼ % (NaCl Lösung). Stand	II. (Aqua destillata). Stand
11 Uhr 40 Min.	87	146
11 „ 50 „	130	154
12 „	160	190
12 „ 10 „	195	225
12 „ 15 „	217	240

Inhalt der Schlinge:	97 ccm.	Inhalt der Schlinge:	93 ccm.
Abgeflossen in I:	459 „	Abgeflossen in II:	352 „
Resorbirt:	362 „	Resorbirt:	259 „

Schlinge I 25 cm. lang. Schlinge II 24 cm. lang.

Versuch.

Mittelgrosser Hund.

Dieselbe Versuchsanordnung. Vergleichsversuch zwischen der Resorption von ¼ % NaCl Lösung und Aqua destillata. Beide Schlingen liegen im jejunum. Die „NaCl Schlinge“ ist 22 cm., die Aqua destillata Schlinge 21,5 cm. lang. Hund seit 15 Stunden nüchtern.

Zeit	I. (¼ % NaCl Lösung). Stand	II. (Aqua destillata). Stand
10 Uhr 30 Min.	130	98
10 „ 40 „	230	135
10 „ 50 „	250	140
11 „ 5 „	270	144
11 „ 25 „	284	155
11 „ 30 „	298	170
	gefüllt bis	
	42	
11 „ 45 „	76	186
11 „ 55 „	80	197
12 „ 5 „	90	206
12 „ 15 „	102	215
12 „ 25 „	120	230

Inhalt von I:	43 ccm.	Inhalt von II:	35 ccm.
Abgeflossen in I:	246 „	Abgeflossen in II:	132 „
Resorbirt:	203 „	Resorbirt:	97 „

Während wir also gefunden, dass eine 10 %, eine 5 % und eine 2 % NaCl Lösung bei fortgesetztem Nachfliessen garnicht, dass eine 1 % NaCl Lösung schlechter, eine 0,5 % Lösung etwa gleich, wie Aqua destillata resorbirt werden, zeigte sich, dass eine 0,25 % Kochsalzlösung besser resorbirt wird. Was folgt daraus, welche Schlüsse können wir für die vorliegende Frage aus diesem Verhalten ziehen? Wenn der Resorptionsvorgang aufgefasst wird als

das Resultat einer Diffusion, eine Endosmose, so ist die einfache Schlussfolgerung, dass eine Flüssigkeit um so besser resorbirt werden muss, je grösser die Differenz ihres Salzgehaltes gegenüber dem Salzgehalt des Blutes ist, d. h. mit andern Worten, eine Flüssigkeit, die gar kein Salz enthält, muss am besten resorbirt werden. Eine solche Flüssigkeit ist Aqua destillata.

Wir sahen, dass letzteres besser resorbirt wird als Flüssigkeiten mit höherem NaCl Gehalt, wir sahen aber ferner, dass Flüssigkeiten mit geringem NaCl Gehalt besser als Wasser resorbirt werden, und diese Thatsache ist vom Standpunkte der Diffusionstheorie nicht wohl zu deuten.

Es muss an dieser Stelle erwähnt werden, dass bereits von HOPPE-SEYLER [1]) rein empirisch diese anregende Wirkung geringer Salzmengen auf die Resorption, resp. auf die Zellenthätigkeit, erwähnt worden ist. HOPPE-SEYLER sagt bei Besprechung der Ursache und chemischen Verhältnisse von Retention der Faekalmassen: „Auffallend ist das fast constante Auftreten derselben nach Einnahme von mässigen Mengen verdünnter Salzlösungen NaCl, Na_2SO_4, $MgSO_4$ u. s. w., welches beim Beginn von Brunnenkuren oft recht deutlich erkennbar und zugleich störend wird; wahrscheinlich liegt hier eine anregende Wirkung dieser Salze auf die Darmepithelien der Erscheinung zu Grunde, welche in das Gegentheil umschlägt, wenn die Concentration der Salzlösung gesteigert wird.“

Um einen Abschluss für die Frage der Salzresorption zu gewinnen, war aber die Prüfung eines zweiten Punktes noch nothwendig, die Prüfung nämlich der Resorption des Salzes selbst der injicirten Lösung. Die Resorption der Flüssigkeit verhält sich verschieden — je nach der Concentration der Salzlösung nahm die Flüssigkeitsmenge im Innern der Schlinge entweder ab oder zu. — Verhält sich die Abnahme des Salzes selbst auch verschieden, oder wird, gleichviel ob stärkere oder schwächere Lösungen verwendet werden, Salz gleichmässig und gleichviel resorbirt?

Die in der bisherigen Weise angestellten Versuche gestatteten keine Untersuchung dieser Frage, weil eben durch die nachfliessende Salzlösung, die in der Schlinge befindliche Flüssigkeit stets, auch am Ende des Versuches, annähernd die gleiche Concentration besitzen musste. Es wurden deshalb die Versuche in anderer Weise ausgeführt. Das Thier, welches mindestens seit

---

1) HOPPE-SEYLER, Physiolog. Chemie.

24 Stunden nüchtern war, wurde narcotisirt, curarisirt, künstliche Respiration eingeleitet.

Nach Eröffnung des Abdomens wurde eine Jejunumschlinge von bestimmter Länge unterbunden und in dieselbe eine gemessene Menge einer in ihrer Concentration bekannten, erwärmten Kochsalzlösung injicirt; ebenso wurde dann mit einer Ileumschlinge verfahren, doch wurde darauf gesehen, dass letztere um einige Centimeter länger war, um die verschiedene Weite der gewählten Darmschlingen auszugleichen. Das Abdomen wurde dann zugenäht und das Thier nach kürzerer oder längerer Zeit getödtet. Der Versuchsmodus ist im Wesentlichen derselbe, wie er von Funke, Tappeiner, Lépine und Lannois angewendet wurde. — Nach dem Tode des Thieres wurde der gesammte Inhalt einer jeden der beiden Darmschlingen aufgefangen, die Flüssigkeitsmenge gemessen und der vorhandene Gehalt an NaCl bestimmt. Die Bestimmung des letzteren wurde durch Feststellung des Chlorgehaltes gemacht (nach der Mohr'schen Methode). Absolut genau ist dieses Verfahren in unseren Bestimmungen nicht, da ja auch Darmsecrete in die Flüssigkeit hinein ausgeschieden sein konnten, deren Chlorgehalt dann mitgerechnet wurde. Bedeutend kann aber nach den erlangten Resultaten diese Fehlerquelle nicht sein.

Es ergab sich folgendes:

1) Chlornatrium wurde aus allen zur Verwendung gekommenen Lösungen (10%, 5%, 2%, 1%, ½%) resorbirt; bei 10% und 5% Lösungen fand sich stets nach Beendigung des Versuches eine Zunahme der Flüssigkeit im Innern der Schlinge, bei den geringeren Concentrationen eine mit der Abnahme der Concentration steigende Verminderung. Die absolute Menge des resorbirten Kochsalzes bei den verschiedenen Concentrationen sinkt (natürlich innerhalb derselben Zeit und bei gleich langen Schlingen) mit der Höhe der Concentration; das Resorptionsverhältniss in Procenten ausgedrückt zur injicirten Menge des Kochsalzes ist dagegen um so grösser, je verdünnter die Lösung ist. Mit andern Worten: Aus einer 5% Lösung wird in derselben Zeit mehr NaCl resorbirt, als aus einer 1%, während aber die Abnahme im ersteren Falle nur etwa 35% der Gesammtmenge beträgt, beläuft sie sich in letzterem Falle auf etwa 50%.

2) Was die Differenzen der Resorption von Salzlösungen im jejunum und ileum betrifft, so war gewöhnlich die Flüssigkeitsaufnahme sowohl, als die Salzresorption besser im jejunum, als im ileum; doch kamen einzelne wenige Fälle vor, in denen das Ver-

hältniss sich so gestaltete, dass entweder von beiden Darmtheilen annähernd gleichviel aufgenommen wurde oder sogar etwas mehr von der Ileumschlinge.

Versuche.

Kleiner Hund.

Versuchsanordnung wie erwähnt. In eine 20 cm. lange Jejunumschlinge und eine 25 cm. lange Ileumschlinge werden je 26 ccm. einer 5 % NaCl Lösung injicirt. Der Versuch dauert ¾ Stunden. Die dann geöffneten Schlingen enthalten:

Jejunumschlinge: 46 ccm. einer hellgelben Flüssigkeit.
Ileumschlinge: 56 ccm. einer grünlich-gelben Flüssigkeit.

Die Chlorbestimmung ergiebt:

In 10 ccm. der Jejunumflüssigkeit sind 0,193 NaCl, in der ganzen Jejunumflüssigkeit also: 0,8878 NaCl.
„ „ „ „ Ileumflüssigkeit sind 0,147 NaCl, in der ganzen Ileumflüssigkeit: 0,8232 NaCl.

Injicirt waren in jeder Schlinge: 1,3 NaCl.

Es wurden resorbirt von der Jejunumschlinge: 0,4122 NaCl, d. h. ca. 30 %.
„ „ „ „ „ Ileumschlinge: 0,4768 „ d. h. ca. 30 %.

Grosser Hund.

Versuchsanordnung wie erwähnt. In eine Jejunumschlinge von 25 cm. Länge und in eine Ileumschlinge von 30 cm. Länge werden je 35 ccm. einer 2 % NaCl Lösung injicirt. Nach ¾ Stunden wird das Thier getödtet.

Es finden sich: In der Jejunumschlinge: 51 ccm. Flüssigkeit.
„ „ „ In der Ileumschlinge: 70 ccm. „

Die Chlorbestimmung ergiebt:

In 10 ccm. der Jejunumflüssigkeit: 0,082 NaCl, im ganzen in der Jejunumflüssigkeit also: 0,4182 NaCl.
„ „ „ „ Ileumflüssigkeit: 0,085 NaCl, im ganzen in der Ileumflüssigkeit also: 0,595 NaCl.

Injicirt war in jede Schlinge: 0,7 NaCl.

Es wurden also resorbirt:

Von der Jejunumschlinge: 0,2818 NaCl, d. h. ca. 40 %
„ „ Ileumschlinge: 0,105 „ „ „ 15 %.

Kleiner Hund.

Dieselbe Versuchsanordnung. Jejunumschlinge 20 cm., Ileumschlinge 23 cm. lang. In jede Schlinge werden 26 ccm einer 1% NaCl Lösung injicirt. Nach ¾ Stunden wird das Thier getödtet.

Inhalt des Jejunum: 18 ccm.
„ „ Ileum 22 ccm.

In 10 ccm. der Jejunumflüssigkeit sind 0,065 NaCl, im ganzen in der Jejunumflüssigkeit also: 0,117 NaCl.
„ „ „ „ Ileumflüssigkeit sind 0,064 NaCl, im ganzen in der Ileumflüssigkeit also: 0,1408 NaCl.

Da in jede Schlinge 0,26 NaCl injicirt waren, so wurde resorbirt:
Von der Jejunumschlinge: 0,143 d. h. ca. 55%
„ „ Ileumschlinge: 0,1192 „ „ „ 46%.

Fassen wir die gesammten, bezüglich der Kochsalzresorption gewonnenen Hauptresultate kurz zusammen, so ergiebt sich, wie bereits erwähnt, für die Versuche mit stetem Nachfliessen der Salzlösung ein mit der Diffusionstheorie nicht vereinbares Ergebniss; die in zweiter Linie angestellten Versuche für die Resorption begrenzter Mengen in abgebundenen Schlingen würden dagegen ihr Resultat nach den Diffusionsgesetzen erklären lassen. Indessen müssen wir fragen, ob nicht auch für die letzteren Ergebnisse eine andere Deutung möglich wäre; durch die stärkeren Salzlösungen könnte ja vielleicht ein Reiz auf die Drüsen der Schleimhaut ausgeübt werden, der diese zu einer ergiebigern Secretion veranlasste.

Resorption von Kalisalzen.

Ein zweites Salz, welches auf seine Resorbirbarkeit geprüft wurde, war ein Kalisalz und zwar Chlorkalium. Es leiteten uns bei der Auswahl gerade eines Kalisalzes mehrfache Gesichtspunkte: Es ist bekannt, dass die Kalisalze Körper darstellen, welche auf gewisse thierische Organe, namentlich auf die Nerven und die Muskeln einen deletären Einfluss ausüben, sobald ihr Gehalt im Blute eine gewisse Concentration überschritten hat. Man nimmt nun an, dass dieser deletäre Einfluss in einer directen Einwirkung auf die Protoplasmen bestehe, sei es, dass dieser nun in chemischen Veränderungen oder in einer Störung ihrer Ernährbarkeit oder in andern Momenten zu suchen sei. Sind nun bisher auch

keine Versuche bekannt, welche eine Vermuthung oder gar den Schluss zulassen, dass eine ähnliche Wirkung auch auf die zelligen Elemente der Darmschleimhaut von Seiten der Kalisalze zu erwarten sei, so konnte doch möglicherweise, wenn eine solche Wirkung überhaupt vorhanden, und wenn man die Zellen der Schleimhaut beim Resorptionsact als von wesentlichster Bedeutung auffasste, diese Wirkung sich durch eine Differenz in der Resorbirbarkeit der Kalisalze gegenüber den Natriumsalzen äussern.

Auf der andern Seite war eine Vergleichung der Kalium- und Natriumsalze, auch wenn man die Resorption der Salze, als im wesentlichen durch Diffusion hervorgerufen annimmt, ebenfalls von Bedeutung, weil sich ja in der Diffusionsfähigkeit der Salze überhaupt Unterschiede zeigen, die durch die Verschiedenheit der Base und der Säure bedingt sind (Versuche von GRAHAM). So hat sich ergeben, dass die Kaliumsalze leichter diffundiren, als die Natriumsalze und dass die Chloride im Verhältniss zu andern Verbindungen, Brom und Jodverbindungen relativ leicht diffundiren.

Stellte man diese beiden Punkte einander gegenüber, so konnte man, ceteris paribus, von vornherein die Vermuthung aussprechen: Werden Kaliumsalze besser als Natriumsalze resorbirt, so spricht das mehr für einen Diffusionsprocess; werden sie dagegen schlechter resorbirt, so kann man das in gewissem Sinne für eine active Zellenbetheiligung bei der Resorption verwerthen.

Die Versuche werden zunächst wieder in der früher angegebenen Weise angestellt, d. h. mit successiver Resorption unter gleichem Druck. Es wurden erstens die Resorptionsgrössen von Kaliumsalzen verschiedener Concentrationen gegenüber der Resorptionsgrösse einfachen destillirten Wassers geprüft. Zur Verwendung kamen hauptsächlich schwache Chlorkaliumlösungen, meist solche von $\frac{1}{2}$% und $\frac{1}{4}$%.

Das Ergebniss dieser Versuche ist folgendes: Lösungen von 2% Chlorkalium werden, was Flüssigkeit anlangt, nicht resorbirt, es findet im Gegentheil eine bedeutende Flüssigkeitsausscheidung in's Innere der Schlinge statt. Bei Lösungen von 1% KCl ist die Flüssigkeitsresorption um ein bedeutendes geringer; auch Lösungen von $\frac{1}{2}$% KCl werden noch schlechter resorbirt, als Aqua destillata. $\frac{1}{4}$% KCl Lösungen werden im Durchschnitt etwas besser resorbirt. Bezüglich dieser letzten Resultate soll aber gleich hier hervorgehoben werden, dass die Differenz in dem Resorptionsquantum von H_2O und KCl viel geringer ist, als die Differenz zwischen H_2O und der entsprechenden NaCl Lösung.

Weiter wurden nun Versuche angestellt in der Weise, dass die eine Schlinge eine Chlorkaliumlösung, die andere eine Chlornatriumlösung resorbirte. Beide Schlingen wurden aus dem jejunum gewählt und natürlich darauf gesehen, dass die beiden Flüssigkeiten mit gleichem Drucke auf den Darmwandungen lasteten. Die Ergebnisse dieser Experimente entsprachen den eben angeführten Resultaten. War in der einen Schlinge eine 2 % NaCl Lösung, in der andern eine 2 % KCl Lösung, so wurde von der ersteren gar keine Flüssigkeit resorbirt, es fand aber auch keine oder doch nur eine unbedeutende Flüssigkeitsausscheidung in's Innere statt, während die Flüssigkeitsmenge in der zweiten, der Chlorkaliumschlinge, bedeutend zugenommen hatte. Bei 1 %, ½ %, ¼ % Lösungen überwog die Resorptionsgrösse der Flüssigkeit jedesmal in der NaCl Schlinge; am beträchtlichsten war das Missverhältniss bei den 0,25 % Lösungen. —

Die nächste sich anschliessende Frage war die nach der Resorption des Kaliumsalzes und des Natriumsalzes in gleich langen Schlingen desselben Thieres. Wieder wurden zwei Jejunumschlingen unterbunden und nach der oben bei der NaCl Resorption angegebenen Methode verfahren. Es ergab sich hier bei mehreren mit 1 % Lösungen beider Salze angestellten Versuchen, dass die Menge des resorbirten Chlornatriums die des Chlorkaliums überwog.

Betrachtet man diese Resultate, so geht aus ihnen hervor, dass im Vergleich mit NaCl Lösungen, sowohl bei successiver Resorption der Flüssigkeit, als auch bezüglich des Salzgehaltes selbst, weniger aus den KCl Lösungen resorbirt wird. Wendet man dieses auf das bei der Einleitung dieser Experimente Gesagte an, so würden also die Ergebnisse dafür sprechen, dass, mag auch der Diffusionsprocess bei der Aufnahme von Salzlösungen mitspielen, dennoch ein anderer wesentlicher Factor noch in Betracht kommt, der wohl in den Epithelzellen zu suchen sein möchte. Ob die Kalisalze durch einen deletären Einfluss auf die Zellen die schlechtere Resorbirbarkeit bewirken, oder ob es andere Momente sind, das ist nicht entschieden.

Versuche.

Mittelgrosser Hund. (Seit 40 Stunden nüchtern).

Vergleich zwischen Aqua destillata und ¼ % KCl Lösung.

Druck 100 mm.

Zeit	I. (H_2O) Stand	II. ¼ % KCl Lösung Stand
11 Uhr	148	130
11 „ 10 Min.	180	167
11 „ 20 „	180	168
11 „ 30 „	182	168
11 „ 40 „	190	168
12 „ 5 „	196	182
12 „ 35 „	220	190
12 „ 45 „	222	200
1 „ 15 „	222	206
1 „ 35 „	256	220
Inhalt der Schlinge:	45 ccm.	Inhalt der Schlinge: 33 ccm.
Abgeflossen:	108 ccm.	Abgeflossen: 90 ccm.
Resorbirt:	63 ccm.	Resorbirt: 57 ccm.
20 cm. lang.		21 cm. lang.

Grosser Hund (nüchtern seit 40 Stunden).

Vergleich zwischen Aqua destillata und ¼ % Chlorkaliumlösung.

Druck 100 mm.

Zeit	I. (H_2O) Stand	II. (¼ % KCl). Stand
11 Uhr 20 Min.	125	142
11 „ 30 „	176	210
11 „ 40 „	188	214
11 „ 50 „	188	223
12 „	194	231
12 „ 10 „	206	251
12 „ 20 „	208	251
12 „ 35 „	234	273
12 „ 45 „	234	273
12 „ 55 „	234	275
1 „	240	285
1 „ 10 „	244	285
1 „ 20 „	246	286
Inhalt der Schlinge:	72 ccm.	Inhalt der Schlinge: 81 ccm.
Abgeflossen:	121 ccm.	Abgeflossen: 144 ccm.
Resorbirt:	49 ccm.	Resorbirt 63 ccm.
Länge der Schlinge:	28 cm.	Länge: 29 cm.

Grosser Hund.

Vergleich zwischen 1 % NaCl Lösung und 1 % KCl Lösung.

Druck 100 mm.

Zeit	I. 1 % NaCl Lösung Stand	II. 1 % KCl Lösung Stand
10 Uhr 45 Min.	90	106
10 „ 55 „	146	146
11 „ 5 „	169	166
11 „ 25 „	188	174
11 „ 35 „	191	175
11 „ 45 „	210	186
11 „ 55 „	222	194
12 „ 5 „	222	194
12 „ 15 „	226	196
12 „ 25 „	240	205
	13 ccm. „Ueberdruck"	18 ccm. „Ueberdruck"
	Inhalt: 75 ccm.	Inhalt: 58 ccm.
	Abgeflossen: 150 ccm.	Abgeflossen: 99 ccm.
	Resorbirt: 62 ccm.	Resorbirt: 23 ccm.
	Länge: 21 cm.	Länge: 18 cm.

Mittelgrosser Hund (nüchtern seit 40 Stunden).

Vergleich zur Bestimmung der Resorption des Chlorkaliums gegenüber der Resorption des Chlornatriums.

Zwei Jejunumschlingen werden unterbunden. Die obere 23 cm. lang wird mit 26 ccm. einer 1 % NaCl Lösung gefüllt; die untere mit 26 ccm. einer 1 % KCl Lösung. Nach 15 Minuten wird der Hund getödtet.

In der Chlornatriumschlinge sind 12 ccm. Flüssigkeit.

In der Chlorkaliumschlinge sind 15 ccm. Flüssigkeit.

In 10 ccm. der NaCl Schlinge sind 0,124 NaCl.

Im ganzen also 0,1488 NaCl

In 10 ccm. der KCl Schlinge sind 0,12 KCl.

Im ganzen also 0,195 KCl.

Injicirt waren in jede Schlinge 0,26 Salz.

Es wurden also resorbirt:

1) Von der Chlornatriumschlinge: 0,1112 NaCl.

2) Von der Chlorkaliumschlinge: 0,08 KCl.

Einfluss des Nervensystems auf die Resorption.

Der Einfluss des Nervensystems auf die Vorgänge im Darmkanal überhaupt, der, wie die Pathologie zeigt, jedenfalls von

grosser Bedeutung ist, im speciellen auf die Resorption, ist heute noch ausserordentlich wenig bekannt.

Was den letzteren Punkt anlangt, so habe ich in der Litteratur nur folgendes gefunden, was sich mit den Erscheinungen der Resorption in Verbindung bringen liesse. Einmal nämlich die Angabe, dass nach Exstirpation der grossen sympathischen Ganglien des Unterleibes (Budge), sowie nach Durchschneidung der Mesenterialnervenfäden (Moreau) der Darminhalt reichlich und dünnflüssig wird [1]). Ob diese Erscheinung auf eine behinderte Resorption oder einen Transsudationsvorgang zu beziehen sein dürfte, das ist fraglich. Zweitens die Ausführungen Thanhoffers, der die von ihm beobachteten Bewegungen des Zellenprotoplasmas der Darmepithelien nur deutlich auftreten sah, wenn er bei den Thieren längere Zeit vorher die medulla oblongata, med spinal. oder die Dorsalnerven durchschnitten hatte. Die Frage nach dem Einfluss des Nervensystems auf die Resorption ist somit noch eine völlig offene. Wir haben dieselbe nur von einem Gesichtspunkte aus geprüft, ohne auf nahe liegende andere Möglichkeiten einzugehen und ohne vielleicht interessante Ergebnisse liefernde Versuchsmodificationen anzustellen: Wir prüften, welchen Einfluss die Reizung der medulla oblongata für die Resorption besitzen möchte. An anderer Stelle ist bereits auseinandergesetzt, welch' grossen Einfluss für die Resorption das Verhalten der Circulation besitzt, und es lag deshalb nahe, schon in Folge der Erscheinungen, welche eine Reizung der medulla oblongata auf das gesammte Gefässsystem hervorruft, an eine Aenderung der sonst beobachteten Resorptionsverhältnisse zu denken. Die angewendete Versuchsmethode bestand darin, dass zuerst einige Zeit hindurch die Resorptionsgrösse mit successivem Nachfliessen, nach bekanntem Verfahren, ungefähr bestimmt wurde; dass dann zwei Electroden eingeführt wurden, die eine nach vorhergegangener Trepanation des Schädels bis auf die Basis ungefähr bis an das vordere Ende der medulla oblongata, die andere zwischen dem 1. und 2. Halswirbel. Dann wurde abwechselnd ½—1 Minute lang mit Strömen verschiedener Stärke gereizt und hierauf der Strom für mehrere Minuten geöffnet (Inductionsstrom). Die während der Reiz- und Ruhepause in die Schlinge geflossene Flüssigkeitsmenge wurde ebenfalls bestimmt. — Diese Methode

[1]) Cit. nach Landois, Physiologie.

[2]) Thanhoffer, Beitrag z. Fettresorpt. Pflügers Arch. Bd. VIII.

liefert nur sehr ungenaue Resultate, schon aus dem Grunde, weil normal die Resorptionsgrösse nicht fortdauernd gleich bleibt, sondern successive abnimmt und man diesen unberechenbaren Factor nicht ausschalten kann.

Wir sind deshalb weit entfernt, das von uns so gewonnene Resultat als ein positiv sicheres hinstellen zu wollen, glauben aber bei dem Mangel anderer bezüglicher Versuche kurz das Ergebniss mit einem erläuternden Versuche mittheilen zu dürfen.

Ein wesentlicher, eclatanter Einfluss der Medullareizung auf die Resorption stellte sich nicht heraus. Halten wir aber das Ergebniss mit den Erfahrungen zusammen, die wir infolge einer grossen Anzahl anderer Versuche, bei welchen eine Medullareizung nicht stattfand, zu machen Gelegenheit hatten, so möchten wir uns doch zu der Ansicht neigen, dass die Reizung des verlängerten Markes eine geringe Steigerung der Resorption im Gefolge hat.

Versuch.

Kleiner Hund.

Der Versuch, wie angegeben, vorbereitet. Hund seit 16 Stunden nüchtern. Eine vom jejunum nach abwärts liegende Darmstrecke von 60 cm. Länge wird unterbunden. Als Resorptionsflüssigkeit wird 0,25 % NaCl. Lösung benutzt.

Zeit		Stand	Blutdruck (in d. linken Carotis)	Bemerkungen
10 Uhr 35 Min.		151		
10 „ 40 „		250		
10 „ 50 „		290		
10 „ 55 „		305		
	gefüllt bei	75		
11 „		115		
11 „ 5 „		143		
11 „ 15 „		183		
11 „ 25 „		200		
11 „ 30 „		215		
11 „ 35 „		224		
11 „ 40 „		235		
11 „ 45 „		245		
11 „ 55 „		295		
12 „ — „	gefüllt bei	30	80—85	
12 „ 5 „		35	75—80	Reizung 1 Minute lang dann 2 Min. Ruhepause

Zeit	Stand	Blutdruck (in d. linken Carotis)	Bemerkungen
12 Uhr 6 Min.	—	115—125	Schluss der Reizung, Abstand d. Rolle d. Schlittenapparats 140 mm.
12 „ 7 „	—	110—120	
12 „ 8 „	—	85— 90	Starke peristalt. Bewegungen.
	—	105—110	Reizung
12 „ 9 „	—	110—115	Schluss der Reizung
12 „ 10 „	76	80— 85	
12 „ 11 „	—	100—110	Reizung
12 „ 12 „	—	110—112	Schluss der Reizung
	—	85— 95	Starke Peristaltik
12 „ 14 „	—	105—110	Reizung
		110—115	Schluss der Reizung In den Ruhepausen lässt die peristalt. Contraction jedesmal nach. Von nun an 3 Minuten Ruhe auf 1 Min. Reizung.
12 „ 17 „	—	80— 85	
		100—105	Reizung
12 „ 18 „	—	105—115	Schluss der Reizung
12 „ 21 „	—	85— 95	Reizung
		120—140	
		130—140	Schluss der Reizung
12 „ 25 „	—	85— 90	Die Rollen des Schlittenapparates werden auf 90 mm genähert. Strom ziemlich stark. Während vorher bei den schwächern Strömen ein Ansteigen der Flüssigkeitssäule in der Burette während der Reizperiode, ein Sinken in der Pause stattfand, zeigt sich nun das umgekehrte.
		130—140	
	110		Reizung
		140—150	Schluss der Reizung
12 „ 30 „	118	85— 90	
		140—155	Reizung
		180—185	Schluss der Reizung
		85— 90	
12 „ 34 „	130		
		120—130	Reizung
		130—150	Schluss
		85— 90	
12 „ 38 „		85— 95	Reizung
		120—140	

Zeit	Stand	Blutdruck (in d. linken Carotis)	Bemerkungen
12 Uhr 38 Min.		130—140	Schluss der Reizung
12 „ 42 „		90—95	
		130—150	
		140—150	Reizung
12 „ 47 „	142	85	Schluss
		120—130	Reizung
		140—160	Schluss
12 „ 52 „	142	85	
		140—150	Reizung
		150—155	Schluss der Reizung
12 „ 58 „	142	85—90	
			2 Min. lang Reizung Rollenabstand 70 mm.
		130—150	
1 „ 4 „	142	150	Reizung
		80	Schluss
		60—70	Reizung
		120—130	
1 „ 6 „	145	140—150	Schluss der Reizung
1 „ 7 „	170		
1 „ 35 „	—		
1 „ 55 „	—		Keine Reizung Thier getödtet.

Die Schlinge enthält nach dem Tode des Thieres 80 ccm. Flüssigkeit.

Es flossen im Beginn des Versuches, als noch nicht gereizt wurde, im ganzen während 1 Stunde und 20 Minuten in die Schlinge 374 ccm. Der postmortale Inhalt betrug 80 ccm. Es wurden also annähernd 300 ccm. während jener Zeit resorbirt. In der darauf folgenden abwechselnden Reiz- und Ruheperiode wurden im ganzen 135 ccm. in 1 Stunde resorbirt.

Resorption beim verdauenden und beim nüchternen Hunde.

Die Hunde, die bisher zu den verschiedenen Versuchen verwendet worden, waren entweder nicht lange vor Beginn des Experimentes, einige Stunden vorher, gefüttert und getränkt worden, oder bereits längere Zeit 40—64 Stunden nüchtern. Es ist nun, wie bereits bemerkt, die Resorptionsgrösse derselben Flüssigkeit bei den einzelnen Hunden eine ganz ausserordentlich verschiedene. Während vielleicht eine 20 ccm. lange Jejunumschlinge des einen Hundes in der ersten Stunde 150 ccm. Wasser aufnimmt, resorbirt eine analoge Schlinge eines gleich grossen und gleich kräftigen

Thieres vielleicht nur 30 ccm. Welchem Grunde diese Differenzen zuzuschreiben, das ist fraglich und mag wohl zum Theil mit dem unklaren Begriff der individuellen Disposition gedeckt werden; indessen erschien uns doch ein Factor für die Resorptionsgrösse bei verschiedenen Hunden von wesentlicher Bedeutung, den wir näher zu untersuchen beschlossen. Es war das nämlich die Beobachtung, dass Hunde, deren Darm bei Beginn des Versuches bereits in Resorption begriffen war, entschieden bedeutend mehr Flüssigkeit, Wasser, resorbirten, als solche, welche einige Zeit gehungert und gedurstet hatten. Bei Hunden, die mehrere Tage keine Flüssigkeit erhalten, musste doch das Blut concentrirter sein, als bei der andern Gruppe, und nach der Diffusionshypothese musste eigentlich erwartet werden, dass die Resorptionsgeschwindigkeit bei ersteren bedeutender sei. Indessen stellt die Erfahrung bei vielen Versuchen, in denen auf dieses Moment geachtet wurde, das Gegentheilige fest. Wodurch konnte nun das bedingt sein? Man kann dafür eine Reihe von Hypothesen aufstellen. Eine davon, deren nähere Prüfung wir unternahmen, war folgende: Wir operirten meistentheils am jejunum; im jejunum befinden sich während der Verdauung, abgesehen von andern, die Secrete der grossen Drüsen des Digestionsapparates, in erster Linie das Secret der Leber, die Galle. Wenn wir nun für unsere Versuche auch stets solche Schlingen gewählt hatten, die frei von Speiseresten waren, so fand sich doch ausserordentlich häufig Galle in der Schlinge vor, und es konnte deshalb möglicherweise die stärkere Resorption beim verdauenden Thiere auf eine Durchtränkung der Darmwand mit Galle oder besser allgemeiner gesagt, auf die Anwesenheit der Galle im Darm bezogen werden. Dass der Galle ja überhaupt für die Resorption namentlich gewisser Stoffe ein Einfluss zukommt, das haben erstens die Versuche von Wistinghausen bezüglich der Fettresorption gezeigt, und zweitens wollen wir hier noch auf eine Angabe aufmerksam machen, die sich in der bereits mehrfach citirten Arbeit Thanhoffer's findet, dass nämlich das Spiel der von den Epithelzellen ausgesendeten Flimmerhaare nur dann ausgeprägt war, wenn sich die Darmwandung mit Galle imbibirt zeigte; an weissen, nicht mit Galle tingirten Darmen sah Th. die Bewegung kein einziges Mal.

Die Versuche, die wir nun anstellten, bestanden einfach darin, dass wir bei seit längerer Zeit nüchternen Thieren eine Jejunumschlinge Aqua destillata resorbiren liessen, bei andern dagegen eine 1 % wässrige Lösung von Ochsengalle. Die übrigen Bedin-

gungen, Nachfliessen, gleicher Druck, waren wie früher ausgeführt. Die Versuche ergaben, dass eine Differenz durch den Zusatz von Galle für die Resorptionsgeschwindigkeit nicht bewirkt wird.

Es muss also ein anderes Moment sein, welches die Steigerung der Resorption im Verdauungszustande bewirkt, und glauben wir dieses in folgendem finden zu müssen. Bei einem bereits in Resorption begriffenen Thiere sind die Abdominalgefässe stark gefüllt, speciell sind die Gefässe der Darmwandungen, des Mesenteriums, stark injicirt, die Blutzufuhr ist bedeutend gesteigert. Bei der grossen Wichtigkeit nun, welche die Circulation für die Resorption besitzt, glauben wir wohl in der Erweiterung der Blutgefässe, in dieser physiologischen Hyperämie die Ursache zu finden, die die Steigerung der Resorption bewirkt.

Es mag an dieser Stelle noch kurz das Resultat einiger anderer Versuche mitgetheilt werden, die in einem gewissen Zusammenhange mit den oben angeführten stehen. Es handelte sich um den Einfluss, den ein Zusatz von Pepton auf die Resorptionsgrösse haben könnte. Wir modificirten desshalb unsere Versuche so, dass die eine Schlinge successive Aqua destillata resorbirte, die andere eine 1 % Peptonlösung oder eine 1 % Peptonlösung, die noch Ochsengalle zu 1 % enthielt. Auch diese Versuche ergaben keine prägnanten Differenzen der Resorptionsgrössen.

Versuch.

Grosser Hund.

Vergleich zwischen Aqua destillata und 1 % Ochsengallelösung.
2 Jejunumschlingen.

Zeit	I. (H_2O) Stand	II. (Ochsengalle) Stand
10 Uhr 55 Min.	134	168
11 „ 15 „	204	255
„ „ 35 „	240	282
„ „ 55 „	266	300
12 „ — „	278	315
	gefüllt bis	gefüllt bis
	202	75
„ „ 30 „	222	78
„ „ 50 „	244	90

Ueberdruck:	14 ccm.	Ueberdruck:	17 ccm.
Inhalt:	98 ccm.	Inhalt:	80 ccm.
Abgeflossen:	168 ccm.	Abgeflossen:	162 ccm.
Resorbirt:	74 ccm.	Resorbirt:	65 ccm.
34 cm. lang		26 cm. lang.	

Resorption von Säuren.

Der Darminhalt der fleischfressenden Thiere reagirt in den verschiedenen Abschnitten der tractus intestinalis verschieden. Die aus dem Magen in den Darm übertretenden Massen haben infolge ihres Gehaltes an Salzsäure eine saure Reaction; durch den Zutritt des stark alcalischen pancreatischen Saftes, der alcalischen Darmsecrete und endlich auch der Galle wird diese Reaction in eine neutrale und dann in eine alcalische umgewandelt. Letztere bleibt aber im weiteren Verlaufe des Darmkanales nicht constant, sondern wird jedenfalls grossen Schwankungen unterworfen sein, die meist durch die Art der eingeführten Nahrung bedingt sind. Im Dickdarm soll, so findet sich in der Mehrzahl der Lehrbücher angegeben, eine saure Reaction gewöhnlich vorhanden sein, wegen der sauren Gährung und Zersetzung der ingesta und des Kothes. Mit letzterer Behauptung stimmen die neuesten Beobachtungen, die man über die Reaction der frischen faeces beim Menschen gemacht hat, nicht überein. So fand Nothnagel, der 600 Stuhlgänge untersuchte, bei weitem in der Mehrzahl der Fälle alcalische Reaction.

Ist somit die Frage nicht entschieden nach der Reaction des Inhalts in den verschiedenen Abschnitten des Darmkanales, so ist über den Einfluss einer sauren oder alcalischen Reaction auf die Resorptionsverhältnisse, oder mit andern Worten, über die Resorptionen der Säuren und Alcalien so gut wie nichts bekannt.

Im Handbuch der Physiologie von Funke findet sich eine kurze Notiz vor, dass es dem betreffenden Autor geschienen habe, als ob Zusatz von verdünnter Essigsäure die Aufnahme einer Peptonlösung herabsetze, der Zusatz von geringer Menge kohlensaur. Natriums dagegen die Resorption erhöhte.

Was nun zunächst die Säure anlangt, so findet sich im Darme fleischfressender, normaler Thiere von anorganischen Säuren nur Salzsäure vor und zwar nur in den obersten Abschnitten des Darmkanales. Die andern sonst im Darm anzutreffenden Säuren sind organische und entwickeln sich durch Zersetzung der betreffenden Nahrungsmittel. Die hauptsächlichsten dieser letzteren Säuren sind Milchsäure, Essigsäure, Buttersäure etc.

Die erste Säure, die wir prüften, war Salzsäure, die in verschiedenen Concentrationen zur Anwendung kam. Zu den Versuchen werden Jejunumschlingen benutzt und zuerst die Resorptionsverhältnisse bei successivem Nachfliessen bestimmt. Eine

Schlinge resorbirte also die betreffende HCl Lösung, die andere destillirt H_2O. Die Resultate sind folgende: Eine 0,5 % Salzsäurelösung wird überhaupt nicht resorbirt, es fliesst im Beginn in die Schlinge soviel ab, als nothwendig, um sie zu füllen, dann cessirt der Abfluss; auf der andern Seite findet aber auch eine Ausscheidung in das Innere des Darmlumens anscheinend nicht statt. Bei Anwendung einer 0,2 % Salzsäurelösung findet entweder keine oder nur eine äusserst geringe, minimale Resorption statt. Bei 0,125 % Lösungen wird resorbirt, aber nur wenig, und was bemerkenswerth nur im Beginn des Versuches. Es fliesst die Säurelösung nur in der ersten halben oder ganzen Stunde der Versuchszeit ab, dann hört das Abfliessen vollständig auf. Bei 0,06 % HCl Lösung ist die Resorption ebenfalls noch viel geringer, als die der gleichzeitig verwendeten 0,25 % NaCl Lösung oder die von Aqua destillata; eine ähnliche, wenn auch etwas geringere Differenz lässt sich noch constatiren für die Resorption von 0,035 % Lösungen.

Eine zweite Säure, die auf ihre Resorption geprüft wurde, war Schwefelsäure. Die Prüfung geschah zunächst in derselben Weise, wie dies eben für die HCl ausgeführt. Es ergaben sich bezüglich der H_2SO_4 Resorption gegenüber der HCl Resorption Differenzen, insofern, also gleiche Concentrationen von H_2SO_4 bedeutend besser resorbirt wurden, als von HCl. Dieses anscheinende Missverhältniss schwand aber, als wir H_2SO_4 und HCl im Verhältnisse ihrer Aequivalente benutzten. Alsdann ergaben die sich entsprechenden Concentrationen keine wesentlichen Unterschiede in der Resorption.

Versuch.

Kleiner Hund.

Vergleichsversuch zwischen 0,6 % Salzsäurelösung und 0,25 % Chlornatriumlösung.

Hund hat zuletzt 4 Stunden vor Beginn des Versuches gefressen. 2 Jejunumschlingen.

Zeit	I. (0,25 % NaCl Lösung) Stand	II. 0,6 % HCl Stand
11 Uhr 10 Min.	102	140
11 „ 20 „	150	155
11 „ 30 „	188	182
11 „ 40 „	218	200
11 „ 55 „	230	200

Zeit	I. (0,25 % NaCl Lösung) Stand	II. 0,6 % HCl Stand
12 Uhr 10 Min.	260	200
12 „ 20 „	284	200
12 „ 30 „	290	200
12 „ 40 „	300	
	gefüllt bis 74	
12 „ 45 „	82	200
12 „ 55 „	99	200.
		Ueberdruck: 8 ccm.
	Inhalt: 64 ccm.	Inhalt: 52 ccm.
	Abgeflossen: 223 ccm.	Abgeflossen: 60 ccm.
	Resorbirt: 159 ccm.	Resorbirt: 0,0 ccm.
	Länge: 29 cm.	Länge: 29 cm.

Grosser Hund.

Vergleichsversuch zwischen 0,25 % NaCl Lösung und einer 0,25 % Lösung, die 0,137 % Salzsäure enthält.

Hund hat mehrere Stunden vor Beginn des Versuches gefressen. 2 Jejunumschlingen.

Zeit	I. (0,25 % NaCl) Stand	II. (0,25 % NaCl + 0,137 % HCl) Stand
10 Uhr 40 Min.	162	135
10 „ 55 „	232	250
11 „ 10 „	256	270
11 „ 30 „	280	280
11 „ 40 „	298	290
	gefüllt bis 48	gefüllt bis 58
12 „ — „	64	58
12 „ 15 „	76	58
12 „ 30 „	90	58
12 „ 45 „	96	58
1 „ — „	100	58
		10 ccm. Ueberdruck
	Inhalt: 95 ccm.	Inhalt: 130 ccm.
	Abgeflossen: 188 ccm.	Abgeflossen: 155 ccm.
	Resorbirt: 93 ccm.	Resorbirt: 15 ccm.
	Länge: 22 cm.	Länge: 35 cm.

Mittelgrosser Hund.

Vergleichsversuch zwischen 0,25 % Chlornatriumlösung mit 0,25 % NaCl Lösung, die 0,03425 % HCl enthält.

Hund hat wenige Stunden vorher gefressen. 2 Jejunumschlingen.

Zeit	I. (0,25 % NaCl) Stand	II. (0,25 % NaCl + 0,03425 % HCl) Stand
11 Uhr — Min.	181	204
11 „ 10 „	250	264
11 „ 20 „	275	282
11 „ 35 „	294	292
11 „ 50 „	316	310
	gefüllt bis 220	gefüllt bis 30
12 „ — „	237	36
12 „ 15 „	253	50
12 „ 35 „	271	57
12 „ 50 „	280	60

Inhalt:	71 ccm.	Inhalt:	70 ccm.
Abgeflossen:	195 ccm.	Abgeflossen:	136 ccm.
Resorbirt:	124 ccm.	Resorbirt:	66 ccm.
Länge:	32 cm.	Länge:	31 cm.

Grosser Hund.

Vergleichsversuch zwischen Aqua destillata und 0,1 % H_2SO_4. Hund seit 48 Stunden nüchtern. 2 Jejunumschlingen.

Zeit	I. (Aqua destillata) Stand	II. (0,1 % H_2SO_4 Stand
10 Uhr 15 Min.	134	156
10 „ 25 „	180	218
10 „ 55 „	190	230
11 „ 20 „	210	262
11 „ 40 „	238	264
12 „ — „	280	300
	gefüllt bis 105	gefüllt bis 60
12 „ 25 „	125	62
12 „ 45 „	138	62

Inhalt:	105 ccm.	Inhalt:	98 ccm.
Abgeflossen:	179 ccm.	Abgeflossen:	146 ccm.
Resorbirt:	74 ccm.	Resorbirt:	48 ccm.

Im Magen 70 ccm. stark sauer reagirender trüber Flüssigkeit.

Es wurde weiter versucht, die näheren Verhältnisse dieser Säureresorption festzustellen, resp. die Ursache ihrer schlechten Resorption. Zu diesem Zwecke wurde, wie bei früher erwähnten anderen Versuchen, eine gemessene Quantität von einer Säurelösung (HCl oder H_2SO_4) in abgebundene Schlingen gebracht und nach einiger Zeit der Schlingeninhalt untersucht.

Bringt man eine 0,1 $\frac{0}{0}$ HCl z. B. in eine abgebundene Schlinge und untersucht nach etwa 1 Stunde den Schlingeninhalt, so wird man eine mässige Verminderung des Flüssigkeitsquantums in der Schlinge erkennen können. Prüft man die Reaction dieser Flüssigkeit, so findet man dieselbe annähernd neutral oder gar schwach alcalisch. Untersucht man den Chlorgehalt, so findet sich eine Menge von Chlor, die einer Salzsäuremenge entsprechen würde, grösser, als die ursprünglich injicirte. Analoge Erscheinungen beobachtet man bei schwächern Concentrationen der Salzsäure; ebenso wie bei den entsprechenden Schwefelsäurelösungen. Immer wird nach einer gewissen Zeit der Schlingeninhalt alcalisch; so lange derselbe noch sauer reagirt, ist nur ausserordentlich wenig resorbirt worden.

Untersucht man den Inhalt einer Darmschlinge, in welche vor einer gewissen Zeit (1—1½ Stunden) eine Schwefelsäurelösung von 0,1—0,2 $\frac{0}{0}$ injicirt war, so findet man Na, K, Cl, H_2SO_4 darin vor.

Was hier vorgeht, liegt auf der Hand. Es findet nach Injection von Säurelösungen geringer Concentrationen eine Secretion von Darmsäften statt, die die saure Reaction des Inhaltes allmählig vernichten, denselben neutral oder alcalisch machen. So lange die saure Reaction vorhanden, scheint überhaupt nichts resorbirt werden zu können. Letzteres würde sich bei einem Vergleich der beiden Untersuchungsreihen ergeben. Bei dem zuerst angestellten Modus wird ja natürlich auch dieselbe Secretion der Darmdrüsen statthaben, aber die stets nachrückende Säuremenge verhindert den Uebergang zur neutralen Reaction. Es wird bei schwächern Concentrationen auch hier etwas resorbirt, da die Wandschichten der in der Schlinge befindlichen Flüssigkeit, mit den Darmsecreten in Berührung kommend, resorptionsfähig werden. Allmählig erlahmt aber die secretorische Kraft; daher die Resorption nur im Beginne des Versuches; bei stärkern Säureconcentrationen ist das abgesonderte Darmsecret überhaupt nicht genügend, eine völlige Abstumpfung der Säure zu bewirken; daher völliges Fehlen der Resorption bei letzteren Versuchen.

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse bei Säuremengen in abgebundenen Schlingen. Hier ist die Säuremenge begrenzt und steht, war die Concentration nicht zu stark, nach genügender Darmsecretion der Resorption nichts im Wege. Dass eine solche auch bei Lösungen stattfindet, die bei successivem Nachfliessen nicht resorbirt werden, kann man leicht feststellen, falls nur der Versuch lange genug ausgedehnt wird.

Versuch.

Mittelgrosser Hund.

Seit 40 Stunden nüchtern. In eine Jejunumschlinge von 26 mm. Länge werden bei 250 mm. Druck 31 ccm. einer 0,068 % HCl; in eine Ileumschlinge von 28 ccm. Länge werden 21 ccm. dieser Lösung injicirt.

Nach 2 Stunden Tod des Thieres.

Im Jejunum sind 22 ccm. Flüssigkeit von neutraler Reaction.

Im Ileum sind 15 ccm. Flüssigkeit von neutraler Reaction.

Die Bestimmung des Chlorgehaltes ergab auf HCl berechnet

	im Jejunum:	0,0403768	im Ileum:	0,038314
	injicirt waren:	0,02108	injicirt:	0,01428
Es wäre also ein Ueberschuss v.		0,0192968	Ueberschuss:	0,0246345.

Im Magen etwa 50 ccm. stark sauer reagirender Flüssigkeit.

Kleiner Hund.

In eine 28 ccm. lange Schlinge des jejunum werden 26 ccm. einer 0,15 % H_2SO_4 injicirt, in eine 26 ccm. lange Schlinge des jejunum 21 ccm. einer 0,1 % HCl. Thier seit 40 Stunden nüchtern.

Nach 1½ Stunden Tod des Thieres.

In der Schwefelsäureschlinge sind 10 ccm. schwach alcalischer Flüssigkeit.

In der Salzsäureschlinge sind 8 ccm. schwach alcalischer Flüssigkeit.

Die Flüssigkeit in der H_2SO_4 Schlinge wird auf ihre Bestandtheile untersucht; es finden sich vor Na; K; Cl; H_2SO_4; keine kohlensaur. Alcalien; keine Phosphate.

Ganz von den bisherigen verschiedene Resultate erhielten wir, als wir eine organische Säure auf ihre Resorbirbarkeit prüften. Wir wählten dazu Milchsäure.

Milchsäure in Concentrationen von 0,2 %, 0,15 %, also in einem Säuregrade, bei welchem von Chlorwasserstoffsäure so gut wie gar nichts, von Schwefelsäure ausserordentlich wenig aufgenommen wird, wird nicht viel schlechter, als destillirtes Wasser resorbirt.

Schliesslich prüften wir aus unten angeführten Gründen noch eine weitere anorganische Säure, nämlich Phosphorsäure.

Das Ergebniss auch dieser Versuche war, dass Phosphorsäure

in Concentrationen von 0,15 % fast ebenso, wie das zum Vergleich benutzte Wasser aufgenommen wird.

Diese für Milch- und Phosphorsäure eben angeführten Ergebnisse wurden zunächst wieder mit successiver Resorption gewonnen.

Um festzustellen, ob für die Aufnahme der letzten beiden Säuren ebenfalls wie für Salz- und Schwefelsäure die Absonderung der alcalischen Darmsecrete und dadurch die Bindung der freien Säure nothwendig sei, wurden diesbezügliche Versuche mit der Injection gemessener Quantitäten in abgebundene Darmschlingen angestellt; nach einer gewissen Zeit alsdann der Schlingeninhalt untersucht. Das Ergebniss ist ein analoges den Resultaten, wie wir sie für die Salz- und Schwefelsäure dargestellt haben. Auch hier findet durch Absonderung der Darmdrüsen ein Uebergang der sauren Reaction in eine neutrale, dann in eine alcalische statt, und erst in den letzteren Modificationen tritt eine Resorption ein.

Grosser Hund.

Hat 10 Stunden vor Beginn des Versuches zuletzt gefressen. Es wird die Resorption einer 0,15 % Milchsäurelösung gegenüber der Resorption von Aqua destillata geprüft; mit successivem Nachfliessen nach bekannter Methode.

2 Jejunumschlingen. Druck 100 mm.

Zeit	I. (0,15 % Milchsäure) Stand	II. Aqua destillata Stand
11 Uhr 15 Min.	153	128
11 „ 40 „	235	236
11 „ 50 „	255	274
12 „ — „	274	297
	gefüllt bis 58	gefüllt bis 60
12 „ 15 „	115	146
12 „ 30 „	135	174
1 „ 10 „	175	260
Inhalt:	70 ccm.	85 ccm.
Abgeflossen:	238 ccm.	369 ccm.
Resorbirt:	168 ccm.	284 ccm.
Länge d. Schlinge:	24 cm.	31 cm.

Grosse Hündin.

Hündin seit 40 Stunden nüchtern. Vergleich zwischen der Resorption von 0,16 % Phosphorsäure gegenüber der Resorption von Aqua destillata. 2 Jejunumschlingen.

Druck 100 mm.

Zeit	I. (0,16 % Phosphorsäure) Stand	II. Aqua destillata Stand
3 Uhr 30 Min.	146	113
3 „ 40 „	215	171
3 „ 55 „	240	201
4 „ 10 „	256	218
4 „ 25 „	265	228
4 „ 40 „	276	230
4 „ 55 „	294	260
Abgeflossen:	148 ccm.	147 ccm.
Inhalt:	40 ccm.	44 ccm.
Resorbirt:	108 ccm.	103 ccm.
Länge d. Schlinge:	20 cm.	20 cm.

Das auffallende Missverhältniss, welches die Resorption von Salz- und Schwefelsäure einerseits und von Milch- und Phosphorsäure andererseits darbietet, fordert zu einer Erklärung heraus, die wir in folgendem geben zu können glauben. Chlorwasserstoffsäure und Schwefelsäure sind Körper, welche das Eiweiss fällen. Durch ihre Einwirkung werden in den resorbirenden Apparaten Veränderungen hervorgerufen, durch welche die resorbirende Thätigkeit behindert wird, oder allgemeiner gesagt, die Resorption Störungen erleidet. Milchsäure und die, gerade um diese Hypothese zu stützen, zum Vergleich herangezogene anorganische Säure, Phosphorsäure, besitzen diese eiweissfällende Eigenschaft nicht, und daher stammt ihre bessere Resorption.

Für alle zur Verwendung gekommenen Säuren ist aber, falls eine Resorption stattfinden soll, die Bindung der Säure nothwendig, welche in Folge der Absonderung des alcalischen Darmsecretes bewerkstelligt wird.

Endlich soll noch kurz eine Erscheinung erwähnt werden, die namentlich in den Versuchen, wo mit stärkeren Säureconcentrationen operirt wurde, deutlich hervortrat (in den zuerst angestellten Versuchen war nicht darauf geachtet worden). Ein grosser Theil der zu den Experimenten benutzten Hunde hatte, wie angeführt, 24—50 Stunden keinerlei, weder flüssige noch feste Nahrung erhalten. Nichtsdestoweniger fanden sich nach Beendigung der Versuche im Magen grosse Quantitäten meist leicht gelb-

licher Flüssigkeit vor, die in Folge eines starken Salzsäuregehaltes als sauer reagirte und eine Fibrinflocke innerhalb kurzer Zeit verdaute, also als Magensaft zu bezeichnen ist.

Nun ist es zwar bekannt, dass auch im nüchternen Zustande die Secretion der Magendrüsen nicht völlig cessirt, indessen war die hier gefundene Quantität, oft über 100 ccm. bei kleinen Hunden, doch so bedeutend, auch die Zeitdauer des nüchternen Zustandes andererseits so kurz, dass der Befund wohl immerhin auffallend genannt werden muss.

Anhang [1]).

Einfluss starker Darmanfüllung auf den Blutdruck.

Gelegentlich der Aufklärung der oben besprochenen Frage kam noch ein anderer Punkt zur Bearbeitung, der in innigem Zusammenhange damit steht, nämlich der: Wie verhält sich bei sehr starker Darmanfüllung der Blutdruck in anderen Körpertheilen? Wird derselbe beeinflusst und, wenn dies geschieht, in welcher Weise äussert sich die Beeinflussung? Es ist a priori zu erwarten, dass eine starke Ausdehnung des Darmes eine Wirkung auf das gesammte Circulationssystem hat, nicht nur aus physiologischen Gründen, sondern auch aus der klinischen Beobachtung. Man sieht ja sehr oft, dass bei starker Auftreibung des Darmes, z. B. durch Gasansammlung, schwere Erscheinungen von seiten des Gehirns und des Herzens eintreten. Man beobachtet Schwindelanfälle, Ohnmachten, kleinen unregelmässigen Puls, Angst und Oppressionszustände u. s. w., und es ist doch die Frage, ob diese pathologischen Symptome zum grössten Theil rein nervöser Natur sind, ob sie reflectorisch, von den Unterleibsorganen aus, erzeugt werden, oder ob nicht vielleicht auch directe Circulationsstörungen dabei eine wesentliche Rolle spielen.

Wir müssen gestehen, durch einige zu diesem Zwecke angestellte Versuche keine genügende Lösung dieser Frage erzielt zu haben, zumal das Thema, als von unserer eigentlichen Arbeit zu weit abliegend, nicht genug und nach allen Richtungen hin durchforscht wurde. Der Versuchsmodus war der, dass in eine Carotis oder eine Cruralis eine mit einem Quecksilbermanometer verbundene Canüle eingelegt wurde, und dass dann der Darm unter einem Drucke von 400—500 mm. Wasser gefüllt wurde; nach

[1]) cf. Seite 829.

einiger Zeit liessen wir dann das Wasser wieder aus dem Darm ausfliessen. Die Schwankungen des Quecksilbers wurden aufgezeichnet. Da der sphincter ani und der sphincter pylori nicht im Stande sind, das unter einem Drucke von 400 mm. stehende Wasser im Darm zurückzuhalten (woran vielleicht die Narcose des Thieres Schuld trägt), so war eine Unterbindung nothwendig. Wir unterbanden den Darm dicht unterhalb der Einmündung des ductus pancreaticus und an der Ileococcalklappe. Aus den erlangten Resultaten, die aber nicht gleich sind, scheint hervorzugehen, dass bei Anfüllung des Darmes unter starkem Druck der Blutdruck in der Carotis steigt, beim Nachlasse des Darmdruckes sinkt. Indessen soll dieses Ergebniss nicht als ein völlig sicheres hingestellt werden, und sind zur positiven Feststellung dieser sowohl, als auch anderer dabei beobachteter Erscheinungen noch weitere Versuche nothwendig, die ich in späterer Zeit anzustellen gedenke.

Versuchsfehler.

Eine Reihe von Versuchsfehlern, soweit dieselben bekannt geworden, soll noch namhaft gemacht werden. In erster Linie sind dieselben auf Circulationsstörungen zurückzuführen. Letztere können besonders dadurch zu Stande kommen, dass durch die eingebundene, die Bauchwunde durchsetzende Canüle eine Zerrung des Mesenteriums und der darin enthaltenen Gefässe hervorgerufen wird. Weiter kann es leicht vorkommen, dass der Zugang der Canüle zur Darmschlinge verlegt ist. So fand sich in einem Falle eine Verstopfung der Canüle dadurch, dass der Darm in die Canüle hinein invaginirt war. Oder es kann eine Abknickung des Darmes an der Einmündungsstelle der Canüle stattfinden; Fehler, die man dadurch erkennt, dass die Athemschwankungen, die bei freier Communication des Darmlumens mit der Canüle zu beobachten sind, an der Flüssigkeitssäule in der Burette ausbleiben. Auch auf eine genügende Erwärmung des Thieres und der Resorptionsflüssigkeit ist zu achten, da sonst die Eigentemperatur des Versuchsobjectes sehr schnell sinkt.

Ergebnisse.

1) Bei fortschreitender Resorptionszeit hält die Resorption nicht gleichmässig an, sondern nimmt allmählich ab.

2) Bei steigendem Innendrucke steigt die Resorptionsgeschwindigkeit bis zu einer bei etwa 100 mm. Wasserdruck gelegenen Grenze; wird der Innendruck noch weiter erhöht, so nimmt die Resorption schnell ab und hört schliesslich ganz auf.

3) Die Ursache der Zunahme der Resorption bei geringen Drucksteigerungen liegt in der Entfaltung der Darmschleimhaut, mit welcher die resorbirende Oberfläche sich vergrössert. Die Ursache des Sinkens bei höheren Druckwerthen liegt in der Compression der Blutgefässe der Schleimhaut, welche den Blutstrom verlangsamt, resp. aufhebt.

4) Unter übrigens gleichen Umständen werden Kochsalzlösungen von ¼ % — ½ % schneller resorbirt, als salzfreies Wasser, was nach der Diffusionshypothese nicht erklärlich ist. Ueber diese Concentration hinaus sinkt die Resorptionsgeschwindigkeit. Bei Concentration von 2 % — 10 % nimmt das Flüssigkeitsvolumen in der Darmschlinge zu, während gleichwohl Kochsalz verschwindet. — Die letztere Thatsache könnte aus der Diffusionshypothese gedeutet werden; doch bleibt es auch möglich, dass die Drüsen der Darmschleimhaut durch Salzlösungen höherer Concentration zu ergiebigerer Secretion angeregt werden.

5) Lösungen von Natriumsalzen werden bei gleicher Concentration der Lösung besser resorbirt, als Lösungen von Kaliumsalzen, obschon die Kaliumsalze eine grössere Diffusionsgeschwindigkeit besitzen, als Natriumsalze.

6) Während der Verdauung geht die Resorption schneller vor sich, als während des nüchternen Zustandes. Zusatz von Galle zu der zu resorbirenden Flüssigkeit steigert die Resorptionsgeschwindigkeit nicht merklich. Die Ursache der Aufnahmesteigerung während der Verdauung scheint in der Erweiterung der Blutgefässe des Darmes zuliegen.

7) Werden anorganische Säuren, welche das Eiweiss fällen (Salzsäure, Schwefelsäure), in begrenzter Menge und geringer Concentration (ca. 0,1 % und darunter) in eine abgebundene Darmschlinge injicirt, so verschwindet die saure Reaction vollständig; die Darmschleimhaut reagirt nach der Entleerung der Darmschlinge alcalisch; es hat also Neutralisation der Säure durch ein alcalisches Secret stattgefunden.

8) Werden dagegen Säuren gleicher Concentration unter stetigem Ersatze des Resorbirten in den Darm eingeführt, so stockt die Resorption nach einiger Zeit, weil die alcalische Secretion nicht ausreicht, immer neue zufliessende Säuremengen zu neutralisiren. Die aufgenommenen Mengen sind bei dieser Versuchsmethode gering, was auf die eiweissfällende Eigenschaft zu beziehen ist.

9) Organische Säuren (Milchsäure) und anorganische, nicht eiweissfällende Säuren (Phosphorsäure) werden in mässigen Concentrationen (0,15 %) annähernd so gut wie Wasser, bei successivem Nachfliessen, resorbirt. Auch zu ihrer Resorption ist die Bindung der freien Säure nothwendig.

Freie Säuren scheinen die Darmwand nicht zu passiren.

10) Das Epithel der Darmschleimhaut ist im Ileum ausserordentlich viel reicher an Becherzellen, als in den oberen Abschnitten des Dünndarmes; daraus könnte man die geringere Resorptionsfähigkeit des ileum erklären.

Am Schlusse der Arbeit will ich es nicht unterlassen, Herrn Geheimrath Heidenhain für die mir gewordene Anregung, sowie für die in liebenswürdigster Weise gewährte Unterstützung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Bemerkungen über die Coelenteratennatur der Spongien.

Von

William Marshall

(Leipzig).

Bei verschiedenen Gelegenheiten habe ich meiner Ueberzeugung, dass die Spongien Coelenteraten seien, Ausdruck gegeben, einer Ueberzeugung, die ich mit LEUCKART, HAECKEL, VON LENDENFELD und anderen theile. Sie entspringt aus einer Reihe morphologischer und ontogenetischer Thatsachen, von denen die radiäre Symmetrie nicht die letzte ist. Ich habe meine Ansicht ungefähr dahin formulirt, dass die Spongien Coelenteraten seien, bei denen in Folge sehr frühzeitig (phylogenetisch gesprochen) aufgetretener Sessilität weitgehende Rückbildungen um sich gegriffen hätten, die namentlich durch ein colossales Ueberwuchern des Mesoderms veranlasst worden seien.

Von zwei Seiten her sind nun in der allerletzten Zeit Arbeiten über die systematische Stellung der Schwämme erschienen, von denen die eine (die allerdings meine Auffassung und Ausführung vollständig ignorirt) gegen die Zugehörigkeit der Spongien zu den Coelenteraten, ja zu den Metazoen überhaupt plaidirt, die andere zu dem Resultate gelangt, dass, wenn Spongien und Coelenteraten gemeinsame Ahnen besässen, die ersteren sich doch von den letzteren zu einer Zeit abgezweigt hätten, wo eigentliche typische Coelenteraten-Charaktere noch nicht erworben waren. Da beide Aufsätze ausgezeichnete Spongiologen zu Verfassern haben, verdienen sie die grösste Berücksichtigung und um so mehr, als sie eben unter sich in dem Resultat ihrer Deduktionen weit aus-

einander gehn. Die eine Abhandlung rührt von F. E. SCHULZE[1]), die andere von W. J. SOLLAS[2]) her und obwohl die erstere etwas später als die zweite erschienen ist, wollen wir sie doch, da sie allgemeiner gehalten ist, hier zuerst besprechen. —

SCHULZE unterwirft die beiden einander gegenüberstehenden Ansichten, nach deren einer die Schwämme Colonien von Protozoen (Choanoflagellaten) und nach deren andern Coelenteraten sein sollen, einer eingehenden Kritik.

Nach dem Vorgange von JAMES CLARK und CARTER hatte es besonders SAVILLE-KENT, dem sich neuerdings auch BÜTSCHLI angeschlossen hat, sich angelegen sein lassen, auf Grund theils richtiger, theils aber auch ganz falscher Beobachtungen die Protozoennatur der Spongien darzuthun, wobei er ein Hauptgewicht auf das Wesen der Geisselzellen und auf die Entwicklungsvorgänge legt. Die Geisselzellen haben bei voller Entwicklung wie die Choanoflagellaten einen besonders differenzirten Saum (Collare), der den Basaltheil der Geissel trichterartig umfasst, und im Inneren pulsirende Vacuolen; ebenso sollen sich nach KENT die Wimperzellen der frei schwimmenden Larve verhalten, was ausser ihm leider noch kein andrer Mensch gesehn hat.

SCHULZE giebt nun zwar zu, dass es naheliegend wäre, ein so eigenartiges Gebilde, wie das Collare der Geisselzellen, nicht als zweimal bei verschiedenen Thiergruppen spontan entstanden aufzufassen, sondern es bei der complizirteren, daher wahrscheinlich neuerlich differenzirten, als von der einfacheren, daher wahrscheinlich älteren Form übererbt anzusehn; im Grunde findet er aber doch, dass es, wenn man auch einmal absähe von einer Reihe zwischen Choanoflagellaten und Spongien-Geisselzellen immerhin existirender Unterschiede, noch kein berechtigter Schluss wäre, aus einer noch so weitgehenden Aehnlichkeit einzelliger Protozoen mit gewissen Zellen der dreiblätterigen Schwämme eine Zugehörigkeit der letzteren zu den ersteren folgern zu wollen; ausserdem fehle in Wahrheit bei der Blastula der Spongien immer jene Art von mit Kragen versehener Geisselzellen, deren Gegenwart doch mit vollem Rechte bei ihnen zu vermuthen wäre, wenn sie von den Choanoflagellaten abstammten. Nachdem SCHULZE sich noch der Mühe unterzogen hat, zu eruiren, wie SAVILLE-KENT wohl zu der irrthümlichen Annahme des Collare bei den Flimmer-

---

[1]) S. Ber. Berlin. Acad. 1885, pg. 179—191.

[2]) Quat. Journ. microscop. Sc. Vol. XXIV N. Ser. pg. 603—621.

zellen der Schwammlarven gekommen sein möchte, gelangt er zu dem Resultat, dass die Spongien veritable Metazoen sind, denn sie haben eine geschlechtliche Vermehrung, und an ihren Larven lassen sich zwei differente Zelllagen, eine äussere und eine innere, deutlich unterscheiden.

Weiter bespricht nun Schulze die Hypothese von der Coelenteratennatur der Schwämme. Dem gelegentlich bei Larven, aber auch bei Erwachsenen auftretenden, radiären Bau will er keine tiefere Bedeutung eingeräumt wissen; die Asconen bildeten niemals radiäre Divertikel ihrer centralen Höhle, und wenn dieselben auch bei Syconen als Aussackungen der Leibeswand entständen, so sei zu betonen, dass die Syconen, ehe sie die Radialtuben bildeten, ontogenetisch den reinen Typus der Asconen besässen, dass diese mithin wohl als Ahnen jener anzusehn sein dürften. Daher sei es sehr wahrscheinlich, dass die ältesten Spongienformen eine Olynthus-Gestalt ohne radiäre Ausbuchtungen des centralen Hohlraums besessen hätten; die Entwicklungsgeschichte der Schwämme böte, soweit man sie bis jetzt übersehen könne, keinen ausreichenden Grund, um die von mir vertretene Annahme gemeinsamer Ahnen der Spongien und Cnidarier mit radiär angeordneten Mesenterialtaschen, Tentakeln mit Nesselkapseln und indifferenten Wasserporen zu rechtfertigen. Richtig sei es, dass der Unterschied zwischen den frei schwimmenden Larven der Schwämme einerseits und der Cnidarier andererseits im Allgemeinen nicht bedeutender sei, als der zwischen den verschiedenen Spongienlarven untereinander. Doch da sich die fundamentalen Unterschiede im Baue beider Gruppen erst nach der Metamorphose zeigten, so wäre man zu der Annahme berechtigt, dass die Divergenz beider Linien nicht vor demjenigen phylogenetischen Entwicklungsstadium begönne, welches der zur Metamorphose reifen Flimmerlarve entspräche.

Auf einen ganz anderen Standpunkt stellt sich Sollas, was sofort in die Augen springt, wenn man den Satz liest, den er an die Spitze seines Raisonnements stellt, nämlich, es sei schwierig anzunehmen, dass so complizirte Gebilde wie die Kragen-Geisselzellen der Spongien den Choanoflagellaten in einem so hohen Grade gleichen und dabei unabhängigen Ursprungs sein könnten. Er erklärt die metazoischen Charaktere der Spongien mit einem Terminus Lankasters für „homoplastisch", aber ihre infusorienähnlichen für phylogenetisch, d. h. er glaubt, die letzteren seien ererbte, die ersteren neu hinzuerworbene. Nur zwei Charaktere

der Spongien seien hauptsächlich metazoischer Natur, nämlich die Gegenwart von beiderlei geschlechtlichen Fortpflanzungskörpern und von einer Gastrula. Was den ersteren anginge, so fände man ja auch bei Pflanzen zweierlei Geschlechtsprodukte, und was Pflanzen und Thiere unabhängig von einander hätten bilden können, das hätten doch auch Spongien und Coelenteraten unabhängig erwerben können. Dem zweiten Charakter, der Bildung der Gastrula, gegenüber sei zu bemerken, dass erstens die Geisselzellen vom Habitus der Choanoflagellaten sich sehr zeitig in der Ontogenie der Spongien, wenigstens vor Bildung dieser Gastrula einfänden, wie es bei der Amphiblastula von Sycon raphanus deutlich der Fall sei. Zweitens wäre Faltung, also auch Bildung einer Gastrula, einer der allerhäufigsten Vorgänge bei den verschiedenen Entwicklungsvorgängen der Thiere und wahrscheinlich durch einen einfachen mechanischen Prozess leicht erklärlich. So viel wäre wenigstens gewiss, dass Faltungen in zahlreichen Fällen ganz ähnlich und unabhängig von Vererbung entstünden und die Anlage von Organen vermitteln könnten, die eben wohl „homoplastisch“, aber sicherlich nicht homolog wären. Weiter sähe man, dass die Bildung einer Gastrula bei Schwämmen sowohl wie bei Cnidariern auf doppeltem Wege vor sich gehen könne, einmal durch Invagination und zweitens durch Spaltung des Mesenchyms, und eine dieser beiden Arten wenigstens lasse sich durch die Vererbung nicht erklären. Indem SOLLAS nun nochmals das frühzeitige Auftreten der den Choanoflagellaten ähnlichen Zellen bei den Spongienlarven betont, kommt er zu dem Schluss, die Schwämme hätten sich als ein besonderes Phylum unabhängig aus den Choanoflagellaten entwickelt, und er schlägt vor, sie unter dem Namen „Parazoen“ von den Metazoen zu trennen. Uebrigens sei die Gastrula dieser Parazoen durch die Thatsache, dass in ihr das Hypoblast (Entoderm) aus mit Kragen versehenen Zellen bestünde, genugsam von der der Metazoen unterschieden.

Dies ist im Wesentlichen der Gang der Argumentationen SOLLAS'. Man sieht daraus, dass er das Hauptgewicht auf das Vorhandensein der mit einem Kragen versehenen Geisselzellen bei den Spongienlarven legt, die nach ihm ganz besonders bei der Amphiblastula von Sycon raphanus auftreten sollen. Es ist mir nicht bekannt, ob SOLLAS hier diese Kragen selbst beobachtet hat; ausser KENT hat sie, wie erwähnt, noch kein Sterblicher

gesehn, und ein so competenter Beurtheiler wie SCHULZE sagt[1]): „Ich selbst habe mich bei meinen Untersuchungen der Schwärmlarven von Sycandra raphanus, welche schwerlich in der Larvenbildung von S. compressa wesentlich abweichen dürfte, und zahlreicher anderer Spongienlarven stets vergeblich bemüht, etwas dem collare Aehnliches am freien Ende der cylindrischen Geisselzellen zu entdecken", und er macht es dann weiter sehr plausibel, auf welche Art wohl der Irrthum KENT's entstanden sein dürfte.

Meine Beobachtungen, und dieselben scheinen mit denen der meisten andern Untersucher zu stimmen, haben mich gelehrt, dass Geisselzellen im Canalsystem der Spongien immer erst dann auftreten, wenn ein Wasserstrom durch den Leib des Thieres möglich ist, d. h. nach dem Auftreten eines Gastravascularsystems mit doppelter Communication nach aussen. Die Geisselzellen sind nichts wie besonders differenzirte Entodermzellen, die ursprünglich genau so aussehn wie alle übrigen. Es beruht diese Differenzirung auf Arbeitstheilung: während die platten Entodermzellen hauptsächlich die Nahrungsaufnahme vermitteln, bewirken die Geisselzellen mittelst ihrer Geisseln eine energische Circulation des Wassers durch den Spongienkörper und namentlich durch ihr Collare die Respiration. Wie bei einem Infusor, bei einer Eizelle etc. das helle Athmungsplasma[2]) sich möglichst oberflächlich, und der Zutrittsstelle des Sauerstoffs zugekehrt, ansammelt, so auch in den Geisselzellen der Spongien, sowohl in denen der Schwimmlarve, wie in denen der Geisselkammern. Während aber dort die Oberfläche zur Aufnahme einer genügenden Menge von Sauerstoff mehr wie ausreichend ist, liegt in den Geisselzellen der Fall anders. Sie werden also gezwungen sein, ihre respiratorische Oberfläche zu vermehren. Wo kann das aber allein geschehen? Nur da, wo die Zelle mit dem sauerstoffhaltigen Wasser in Berührung kommt. Ihr übriger Leib ist mehr oder weniger eingekeilt zwischen und umschlossen von anderen Gewebselementen; es wird also das obere Ende, in das sich das helle Respirationsplasma gezogen hat, bestrebt sein, sich von einer hinderlichen Nachbarschaft frei zu machen, die Zelle verliert daher ihre rein prismatische Form und gewinnt einen, allseitig dem Wasser zugänglichen Fortsatz. Doch dieser genügt, auch wenn er sich oben verbreitert, allein noch

---

[1]) l. c. pg. 182.
[2]) Vergl. A. BRASS, Biolog. Studien, Th. I, d. Organ d. thier. Zelle, pg. 64 u. 150.

nicht, er wird bestrebt sein, seine Oberfläche noch mehr zu vergrössern und das geschieht, indem diese ihre einfache Cylinder- oder Kegelform aufgiebt und sich zu einem Trichter umgestaltet. Damit ist noch nicht behauptet, dass die Geisselzellen nun nicht etwa auch, wie frühere Beobachter gelegentlich angeben, Nahrung aufnehmen könnten, aber, das sehen wir an den übrigen Entodermzellen, dazu brauchten sie ein Collare nicht zu erwerben. Es liegt also, nach meiner Auffassung, ein ganz wesentlicher Unterschied in der Funktion des Collare bei den Geisselzellen der Schwämme und bei den Choanoflagellaten, von welch' letzteren BÜTSCHLI bemerkt [1]: „Es herrscht Einstimmigkeit unter den Beobachtern, dass der Kragen wenigstens bei den Craspedomonadinen ein mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung stehendes Organ ist."

So komme ich zu der Ueberzeugung, dass die Flagellaten und die Geisselzellen der Spongien in absolut keinem phylogenetischen Zusammenhang stehen, dass beider so merkwürdig übereinstimmenden Eigenthümlichkeiten vielmehr auf Anpassungen sui generis beruhen. Die Geisselzellen des Entoderms der jungen Spongie sind, wahrscheinlich auch bei einer solchen, die aus einer Amphiblastula hervorging, nicht so ohne weiteres mit deren Geisselzellen der Larve zu identificiren: erst verschwinden die Geisseln einmal, um — nachdem die Zelle sich erst als Entodermzelle abgeflacht und dann unter neuer Ansammlung des hellen Respirationsplasmas am freien Pol sich wieder gestreckt hat — sobald die Wasserströmung möglich ist, mit dem Collare zugleich wieder aufzutreten; bei den Spongienlarven, bei denen das Entoderm sich durch Auseinanderweichen des Coenoblastems bildet, und das dürften wohl die meisten sein, ist von einem solchen Zusammenhang vollends nicht die Rede.

Während ich mich mit SCHULZE im Negiren einer Verwandtschaft der Schwämme mit den Choanoflagellaten vollständig in Uebereinstimmung befinde, weichen unsere Ansichten, was den Grad des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen Spongien und Cnidarien betrifft, wie oben bemerkt, ziemlich auseinander, und will ich versuchen, meine Meinung auch so gewichtigen Einwürfen, wie sie SCHULZE vorbringt, gegenüber zu begründen und aufrecht zu erhalten.

Wie wir schon sahen, findet SCHULZE, indem er, wie es die moderne Auffassung mit Recht verlangt, in erster Linie die onto-

---

[1]) BRONN's Klassen u. Ordnungen, Neue Bearb. Bd. I pg. 885.

genetischen Vorgänge bei Spongien betont, in dem, was wir bis jetzt von diesen wissen, keinen ausreichenden Grund, dem gemeinsamen Ahnen der Spongien und Cnidarier radiär geordnete Mesenterialtaschen, Tentakeln mit Nesselkapseln und indifferente Wasserporen zuzuschreiben, wie ich es gethan hätte. Dem gegenüber möchte ich darauf hinweisen, dass ich die Anwesenheit der Tentakeln und Nesselkapseln nicht bestimmt angenommen habe, ich sage vielmehr [1]): „Schwierig dürfte es sein, festzustellen, ob die Spongien betreffs dieser Organe (scl. Nesselorgane) und der Tentakeln rückgebildet sind oder nicht; von eminenter Bedeutung ist dies bei dem Versuch der Klarlegung der Coelenteratennatur der Spongien nicht"; dann weiter, „es ist, im Falle die Spongienahnen je Tentakeln und Nesselorgane besessen haben sollten, nicht schwer zu verstehen, wie dieselben wieder verloren gehen konnten" und endlich, „es ist freilich nicht unmöglich, dass die Schwämme sich auf einer Entwicklungsstufe des Coelenteratenstammes abzweigten, auf dem Tentakeln und Nesselorgane überhaupt noch nicht differenzirt waren."

Es bleiben also zwei Punkte, nämlich der radiäre Bau und das Canalsystem, die mich hauptsächlich bestimmen, in den Spongien Coelenteraten zu sehen, und dürfte es vielleicht nicht überflüssig sein, diese Verhältnisse hier ausführlicher zu erörtern.

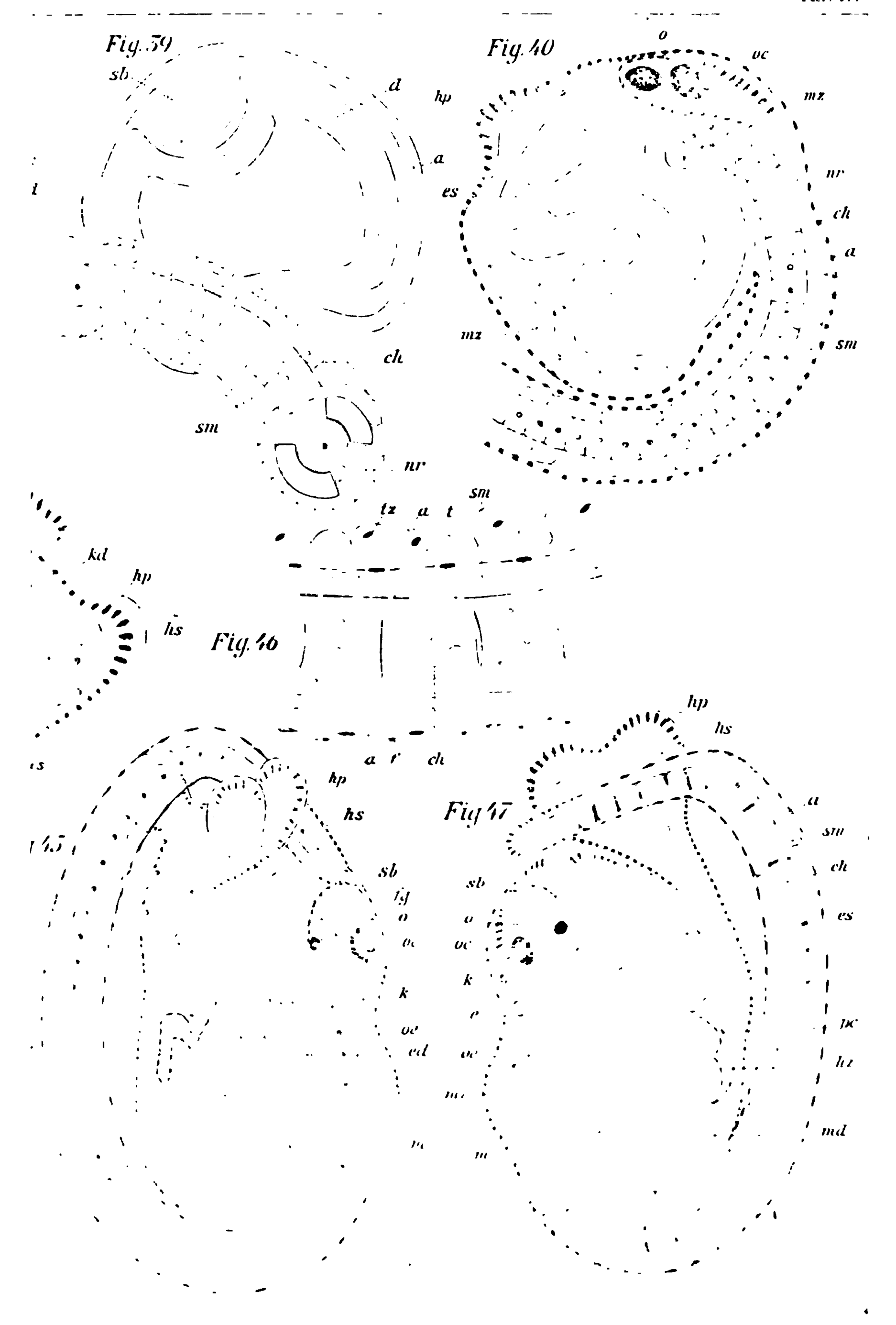
Zunächst würde der Versuch zu machen sein, die Frage, wie entstand die radiäre Symmetrie der Coelenteraten? zu beantworten. Die Litteratur, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigt, ist nicht bedeutend: zwar existiren eine ganze Reihe von Büchern und Abhandlungen, in denen einschlagende Angaben zu finden man von vorn herein erwartet, aber sie sprechen wohl über den radiären Bau im Allgemeinen, gehen aber nicht auf seine Ursache ein. Es ist eigentlich nur LEUCKART, [2]) der an verschiedenen Stellen auf diese Verhältnisse ausführlicher zu sprechen kommt und dem wir daher im Grossen und Ganzen im Nachstehenden folgen wollen.

Denken wir uns ein schwimmend (aber vollständig im Wasser, nicht auf dessen Oberfläche) sich bewegendes Geschöpf von Kugel-,

---

[1]) Z. f. w. Z. Bd. XXXVII, pg. 244.

[2]) An verschiedenen Stellen seiner Jahresberichte, dann in dem Schriftchen „über die Morphologie etc. d. wirbell. Thiere pg. 14, und besonders in: Bergmann und Leuckart, anat. physiol. Uebers. d. Thierreichs pg. 392 ff.


Fig. 39
sb
d
a
i
ch
sm
nr
Fig. 40
o
oc
mz
hp
es
nr
ch
a
sm
mz
sm
tz a t
kd
hp
hs
Fig. 46
a r ch
hp
hs
Fig. 47
hp
hs
a
sm
ch
es
sb
sb
o
oc
k
oe
ed
md

alten, schwimmenden Coelenteraten bedingt. Es ist indessen noch ein anderer Punkt bei diesen Betrachtungen nicht zu übersehen: es ist nicht allein für sich schwimmend bewegende Geschöpfe von Kugel-, Cylinderform etc. wegen des stabilen Gleichgewichts ein radiärer Bau von hohem Nutzen, ja gewissermassen unentbehrlich, er kann auch sonst noch, sowohl bei diesen, als namentlich bei festsitzenden Formen seine grosse Bedeutung haben, indem er, nach aussen wirkend, die allseitige Widerstandskraft harmonisch steigert; wir bauen nicht nur unsere Luftballons nach radiärem Typus, sondern auch unsere Thürme und andere Festungswerke. Ich habe bei diesen Betrachtungen die Echinodermen aus dem Spiel gelassen; sie und die Cnidarier sind nicht entfernt mit einander verwandt und beide Classen haben den radiären Bau unabhängig von einander erworben, und er zeigt bei beiden auf wesentliche Verschiedenheiten. Zerlege ich ein typisches Echinoderm (mit Grundzahl 5) durch eine Polebene in zwei gleiche Hälften, so dass dieselbe von mir aus bis zum Mittelpunkt einen Radius halbirt, so wird sie jenseits des Mittelpunktes einen Unterradius halbiren, bei typischen (mit der Grundzahl 4) Coelenteraten werde ich unter gleichen Verhältnissen aber immer gleiche Theile halbiren.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass frei bewegliche Coelenteraten älter sind als festsitzende, sowie überhaupt alle sessilen Thiere. die nur im Wasser denkbar sind, von schwimmenden Formen abstammen. Die Veranlassung zum Festsetzen liegt in dem allen Thieren mehr oder weniger innewohnenden Trieb, sich Arbeit und körperliche Anstrengung möglichst zu ersparen, und sie konnte nur da gegeben sein, wo sich ein derartiger Ueberfluss an Nahrung fand, dass die Thiere absolut keine Mühe auf das Aufsuchen derselben zu verwenden brauchten. Wenn wir sehn, dass die Polypen, auch wenn sie, und wie manche seit langer Zeit, festsitzen, sich die Tentakeln und den radiären Bau bewahrt haben, so müssen wir annehmen, dass diese von hervorragender Wichtigkeit sind, und das glaube ich ganz besonders von den Tentakeln. die zusammen mit den Nesselorganen bei dem Nahrungserwerb eine so bedeutende Rolle spielen. Die übrige Radiärität mag sich mehr sekundär, vielleicht in Correlation mit den Tentakeln (öfters z. B. bei Hydra findet der radiäre Bau nur noch in diesen seinen Ausdruck!) erhalten haben; wir sehn wenigstens, dass sie gerade bei festsitzenden Formen resp. bei solchen ohne freie Ortsbewegung häufiger noch als bei andern, zu Gunsten einer beginnenden bi-

lateralen Symmetrie gestört wird (Fungiden, Flabellium, Entwicklungsstadien von Corallen, Hydroideen etc.) Bei Entstehung der beginnenden bilateralen Symmetrie spricht wahrscheinlich, wenigstens zum Theil, noch ein anderer Moment mit, nämlich regelmässige Wasserströmungen; ein festsitzendes, radiäres Thier wird beim Wachsen in constanter Wasserströmung naturgemäss eine Axe besonders entwickeln müssen und zwar diejenige, welche in der Richtung des constanten Stromes liegt, denn auf die Art nur leistet es bei dem geringsten Aufwand von Kraft (Wachsthumsenergie) den grössten Widerstand. Eine weitere Consequenz der Sessilität ist die Möglichkeit einer gesteigerten Entwicklung des Mesoderms, namentlich die Bildung gewichtiger Skeletmassen.

Sobald nun mit dem Gastrovascularapparat ein Funktionswechsel, wie bei den Spongien, vor sich ging, sobald durch ihn die Nahrung aufgenommen wurde, gingen die Tentakeln, wenn sie überhaupt schon differenzirt waren, in allen Fällen und der radiäre Bau in den meisten Fällen verloren, das Mesoderm endlich überwucherte so, dass unter Umständen Magenraum und Mundöffnung verschwand. Dass die Ahnen der Spongien noch nicht sehr lange, vielleicht noch gar nicht mit Tentakeln, die doch erst etwas secundäres sind, versehen waren, kann gerne zugegeben werden, aber sie waren mindestens zweiblättrig und dabei, das können wir aus den gelegentlich auftretenden Rückschlägen schliessen, radiär, sie hatten eine Mundöffnung und einen Magenraum, von dem Gastralcanäle centrifugal verliefen, um, das Ektoderm durchbrechend, frei nach aussen zu münden; und solche Geschöpfe sind, nach meiner Auffassung, unter allen Umständen echte Coelenteraten!

Wenn Schulze die Entwicklungsvorgänge bei Sycon betont und zu dem Schlusse kommt, dass es wahrscheinlich sei, dass die ältesten Spongien noch keine radiäre Ausstülpungen des Magenraums besassen, sondern, ähnlich dem Olynthus, eine einfache Sackform hatten, so könnte man dem gegenüber darauf hinweisen, dass in so vielen Fällen die Ontogenie kein absolut treues Spiegelbild der Phylogenie zu sein braucht, dass, namentlich je älter, (wie in diesem Falle unzweifelhaft die Spongien) eine Thierform ist, desto mehr die phylogenetische Recapitulation in der individuellen Entwicklung verwischt sein kann. Ich könnte auch noch sagen, ein jeder echter Olynthus ist, wie eine einfache Gastrula, als ein ei-, cylinder- oder kegelförmiger Körper radiär,

denn es können durch seine Polaxe unendlich viele Längsebenen gelegt werden, die ihn jedesmal in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegen werden; ich will dies indess nicht thun, denn es würde, obwohl es unwiderleglich wahr ist, wie eine Ausflucht klingen. Aber so viel ist gewiss, die Radiärcanäle und ihre Anlage sind nicht das ausschliessliche, ja vielleicht auch nicht einmal das älteste Criterium eines radiären Baues bei den Coelenteraten. Sehen wir uns doch die Entwicklungsvorgänge etwas näher an, z. B. an den vorzüglichen, bildlichen Darstellungen, die uns SCHULZE[1]) von den ontogenetischen Vorgängen bei Sycon raphanus gegeben hat und es wird nicht schwer sein, an einzelnen Stadien einen wahren radiären Bau zu erkennen. Weniger Gewicht will ich auf die freischwimmende Larve mit ihrem „Ringgürtel" von Körnerzellen (Tafel 18 Fig. 3, 4, 5) legen, obwohl auch in ihr schon ein radiärer Bau ausgesprochen ist, aber man betrachte namentlich Fig. 12 auf Tafel 19, die einen ausgebildeten jungen Olynthus in der Ansicht von oben darstellt. Man sieht auf das abgeflachte ovale Körperende eines hohlen Cylinders, das excentrisch durch ein in den Magenraum führendes rundes Loch durchbrochen ist, und „an der Peripherie des quer abgestutzten Oscularfeldes erscheinen symmetrisch angeordnete Vierstrahlen" (SCHULZE ebenda pag. 288) und zwar in der Sechszahl; ihre drei in einer Ebene befindlichen Strahlen liegen so, dass die zwei durchgehenden, die eine gekrümmte Axe darstellen, peripherisch den Scheibenrand einfassen, während der unpaare senkrecht zu ihnen centripetal und radiär in die Scheibe selbst einspringt, so wird dies Osculardfeld in sechs sehr regelmässige strahlenförmig angeordnete Stücke (Antimeren) zerlegt. Wenn wir uns aber erinnern, was die Ursachen des radiären Baues waren, so wird es klar, dass es ganz gleichgültig ist, welche Theile des thierischen Körpers denselben etwa zuerst aufweisen! er kann sich, wie die bilaterale Symmetrie, in allen Theilen offenbaren, die nicht in der centralen Axe gelegen sind, und der eine ist dabei so wichtig als der andere. Wenn die Gastraeatheorie wahr ist, wenn von allen Organsystemen, sobald eine weitere Sonderung des Thierleibes eintrat, sich die verdauende Cavität zuerst entwickelte, so ist es lange noch nicht folgerichtig, annehmen zu wollen, dass nun der radiäre Bau sie auch zuerst betroffen haben sollte; vielleicht ganz im Gegentheil, denn der Magenraum war nun einmal das central und axal gelegene Organ

[1]) Z. f. w. Z. Bd. XXXI. Tafel 18 u. 19.

par excellence, und es ist viel wahrscheinlicher, dass die Verschiebungen und radiären Anordnungen der Theile im Interesse der Erhaltung des Gleichgewichts eines schwimmenden Thieres sich zuerst an der um den Magenhohlraum befindlichen Wandung werden eingestellt haben. Und, — was lehrt uns denn die Entwicklungsgeschichte der modernen Coelenteraten? Dass es gar nicht darauf ankommt, ob die radiäre Anordnung des coelenterischen Apparates vom Magenraum her, durch centrifugale Aussackungen oder von der Wandung her durch coulissenartig centripetal wuchernde Vorsprünge eingeleitet wird.

Eine noch grössere Beweiskraft für die Coelenteratennatur der Spongien als der nur gelegentlich, wenn auch immerhin häufiger, als man im Allgemeinen zu glauben geneigt scheint, auftretende radiäre Bau, haben für mich die Verhältnisse des Gastrovascularapparats. Der radiäre Bau kann in Folge urlanger Sessilität verwischt werden, so gut wie Parasitismus die bilaterale Symmetrie der Thiere eliminiren kann und wenn die Sessilität im Stande ist, ein so annerkannt wichtiges Organ, wie einen Magenraum vollständig zu unterdrücken, so ist nicht einzusehen, warum der für festsitzende Thiere im Grunde viel unwichtigere radiäre Bau unter allen Umständen oder auch nur besonders häufig gewahrt bleiben sollte. Aber jener andere echte Coelenteratencharakter, die Verzweigung des Magenraums beim entwickelten Thiere in Gestalt centrifugal verlaufender, frei nach aussen mündender Canäle erhält sich bei einer echten Spongie unter allen Umständen. Wie lang diese Canäle sind, ob sie als einfache Löcher die dünne Wandung eines Olynthus durchbrechen oder als ein System weitläufig verzweigter und vielfach Anastomosen bildender Gänge bei anderen Formen die mächtige Leibeswand durchziehen, ist ganz irrelevant und hängt einzig und allein von dem Grade der Entwicklung des Mesoderms ab. Man könnte vielleicht noch einwerfen, dass das Canalsystem der Schwämme sich auf so verschiedene Art entwickelt, dass es durchaus nicht immer vom ursprünglichen Magenraum seinen Ursprung nähme, vielmehr mindestens eben so häufig in der Art sich bilde, dass im Mesoderm Lücken auftreten, die centripetal und centrifugal weiter wachsend Magen- und Dermalseite der Spongienwandung erst in zweiter Linie durchbrächen. Doch man übersehe eins nicht: wie bildet sich denn die Gastrula der Schwämme? Doch auf ganz analoge Weise: die eine durch Invagination, — und diesem Vorgange liesse sich die Anlage der Gastralcanäle vom Magen her ver-

gleichen, — die andere durch anfängliches Auftreten eines Hohlraumes im Coenoblastem und späteres Durchbrechen desselben nach aussen, — und das wäre dem Entstehen des Canalsystems aus im Mesoderm auftretenden Lücken an die Seite zu setzen. Ich glaube, dass der erstere Vorgang, sowie die Bildung der Gastrula durch Invagination, der ältere, typischere ist und dass der zweite auf irgendwelche Anpassungserscheinungen sui generis zurückzuführen sein dürfte.

Zum Schluss muss ich es nochmals betonen, dass es mir scheint, als ob, so wie die Verhältnisse augenblicklich liegen, die Gründe, die man gegen die Coelenteratennatur der Spongien geltend macht, denen, die für dieselbe sprechen, entfernt nicht die Wage halten!

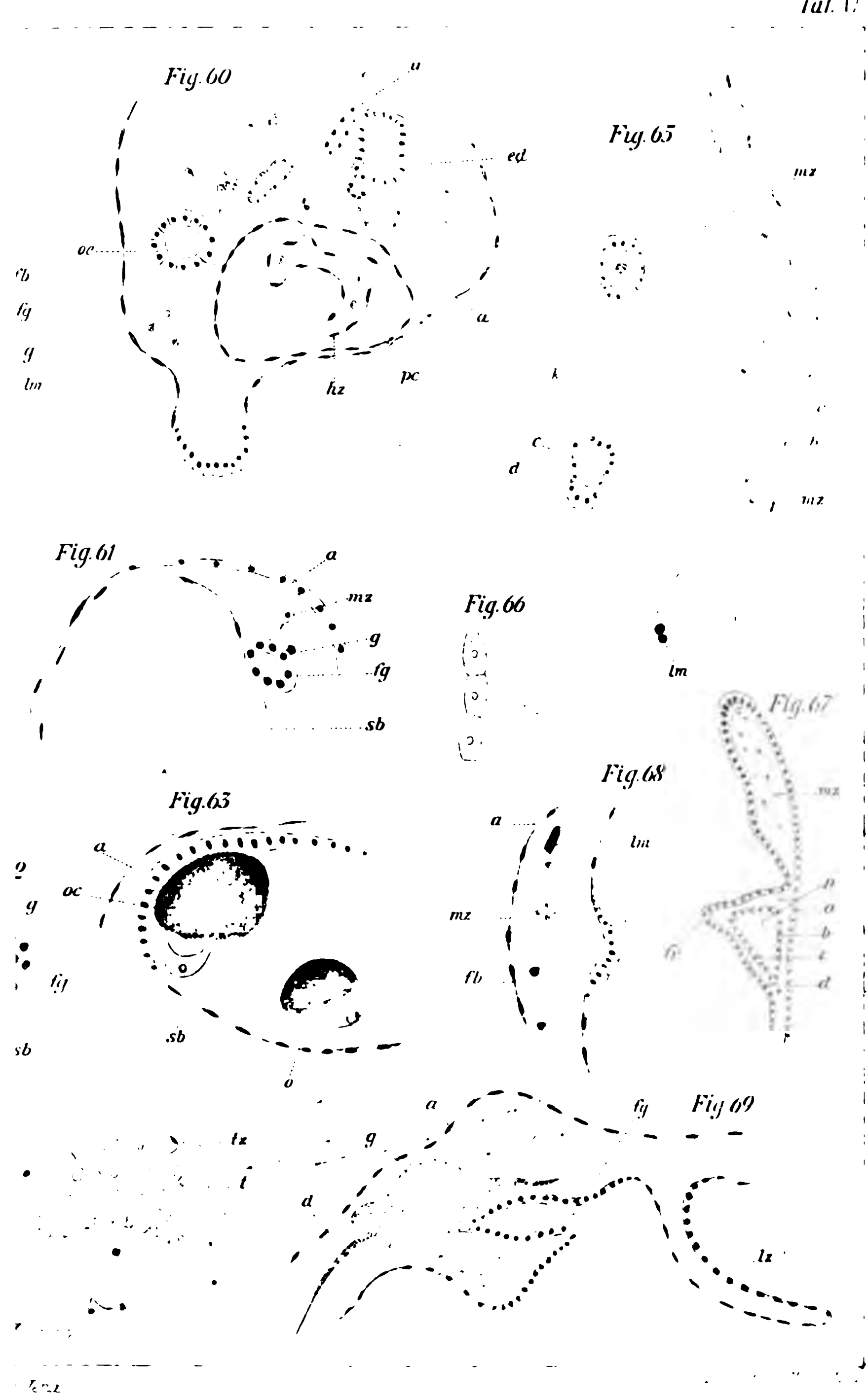
Berichtigung.

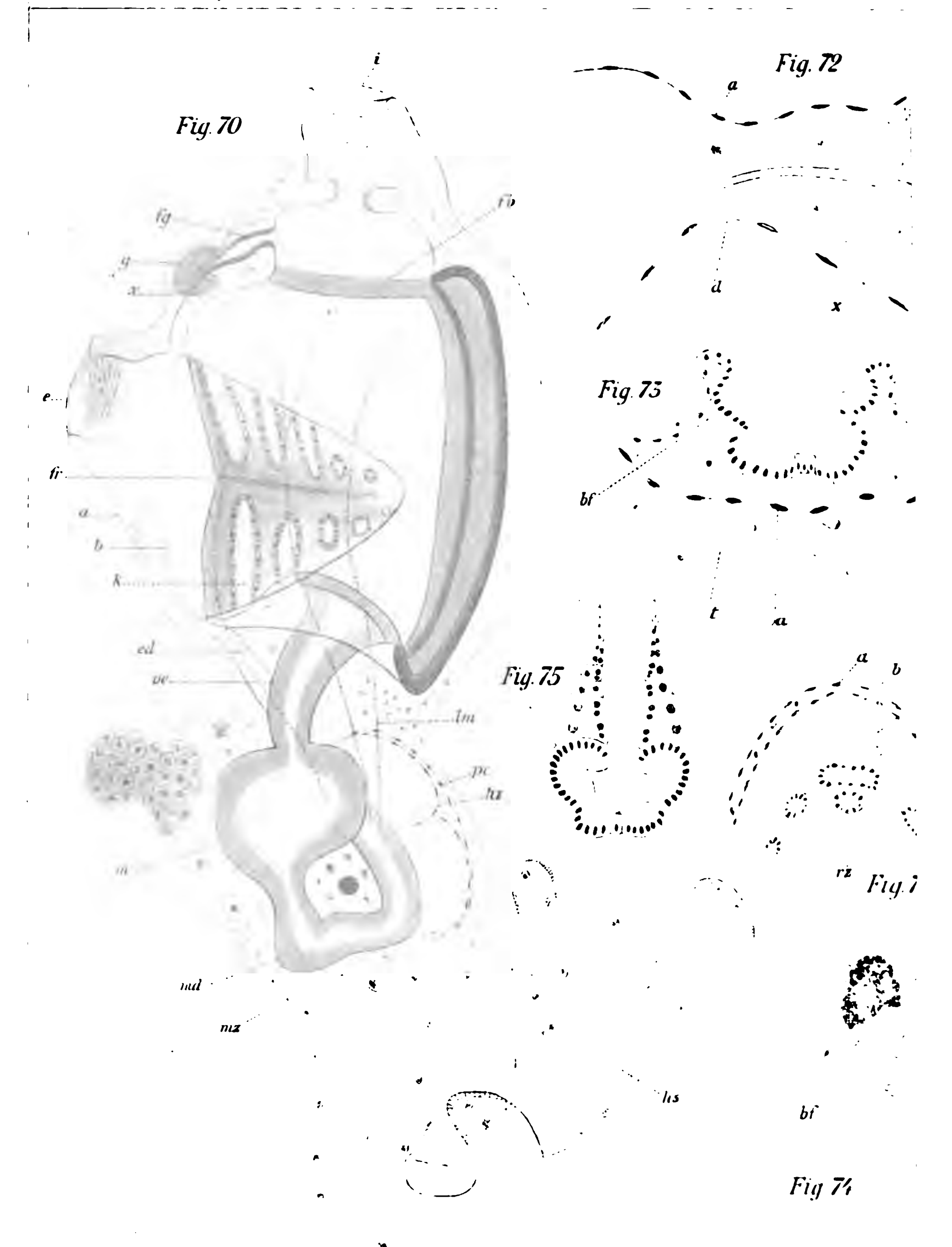
In Betreff meiner Abhandlung „Ueber nordamerikanische Papilioniden- und Nymphaliden-Raupen“ (Diese Zeitschrift Bd. XVII. N. F. X Bd. pg. 465) bin ich denjenigen, welche sich etwa für meine Ausführungen interessirt haben, eine kleine Berichtigung schuldig: Ich habe nämlich die auf Figur 17 Taf. VII abgebildete Raupe als Stadium II von Papilio Ajax beschrieben, aber mit Unrecht, denn es ist dieselbe nur ein grösseres Exemplar von Stadium I, welches unrichtig bezeichnet worden war. Herr W. H. Edwards in Coalburgh, von dem bekanntlich die beschriebenen Raupen stammen, hatte die Güte, mich hierauf aufmerksam zu machen und mir einige Repräsentanten des zweiten Stadiums zuzuwenden, wonach ich meine Beschreibung wie folgt abzuändern hätte: Pap. Ajax. Stad. II; die Färbung ist noch eine dunkle; die Haut erscheint dem blossen Auge glatt; bei stärkerer Vergrösserung aber sieht man, dass die Warzen noch vorhanden sind, wenn auch viel kleiner, während die langen, gegabelten Borsten ganz verschwunden sind und ganz kurzen Härchen Platz gemacht haben.

Es ist somit im Stadium II ein Uebergang zum Stadium III gegeben, in welch letzterem die auffallende Zeichnung die ursprüngliche Beborstung fast vollkommen verdrängt hat, und es ist also kein so schroffer Sprung vorhanden, wie ich ihn zwischen dem 2. und 3. Stadium glaubte annehmen zu müssen.

Freiburg i. B., April 1885. **A. Gruber.**

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.


Fig. 60
u
ed
oc
a
hz
pc
Fig. 65
mz
k
d
Fig. 61
a
mz
g
fg
sb
Fig. 66
lm
Fig. 67
Fig. 63
a
oc
g
fg
sb
o
Fig. 68
a
lm
mz
fb
Fig. 69
a
fg
g
tz
d
lz


Fig. 70
Fig. 72
Fig. 73
Fig. 75
Fig. 74
fg
g
x
e
fr
a
b
k
ed
oe
lm
pc
hz
md
mz
d
bf
t
rz
hs

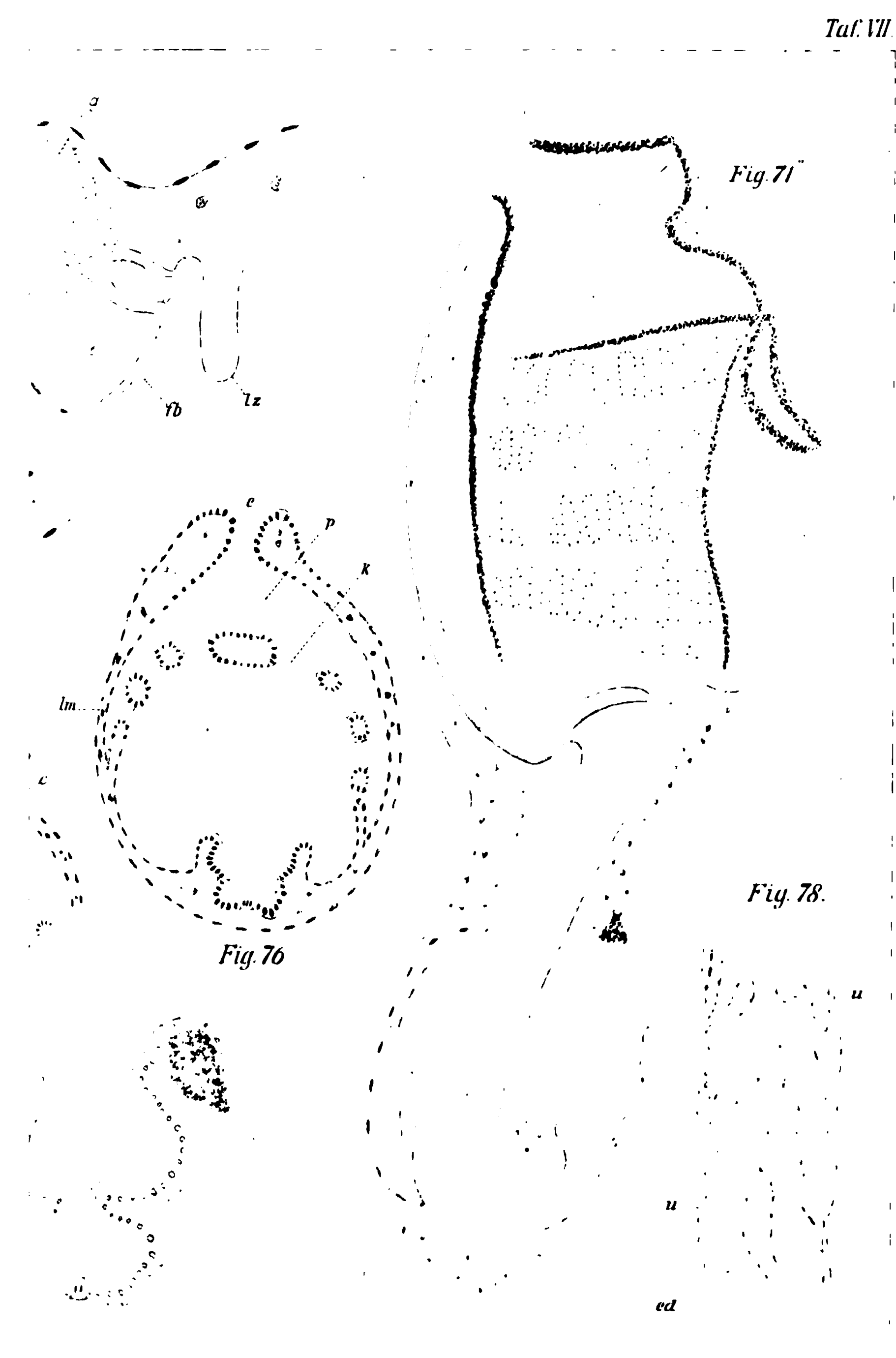

a
fb
lz
e
p
k
lm
c
Fig. 71
Fig. 76
Fig. 78.
u
u
ed

Fig. 25

ec

en

Fig. 26

ch

nr

Fig. 29

d

ch nr

Fig. 30

nr

ch

sm

d

Fig. 33

nr

ch

d

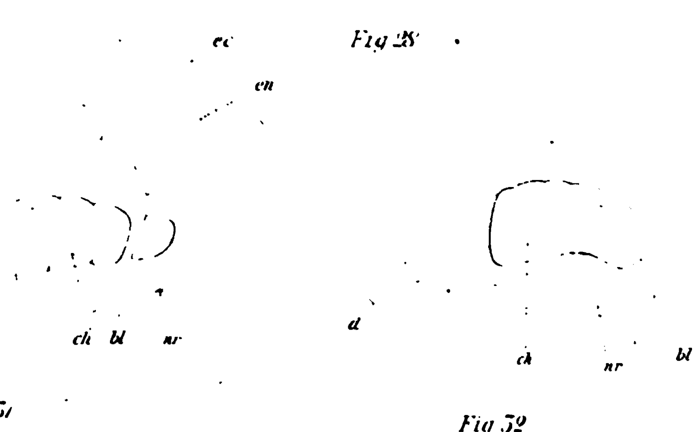
Fig. 34

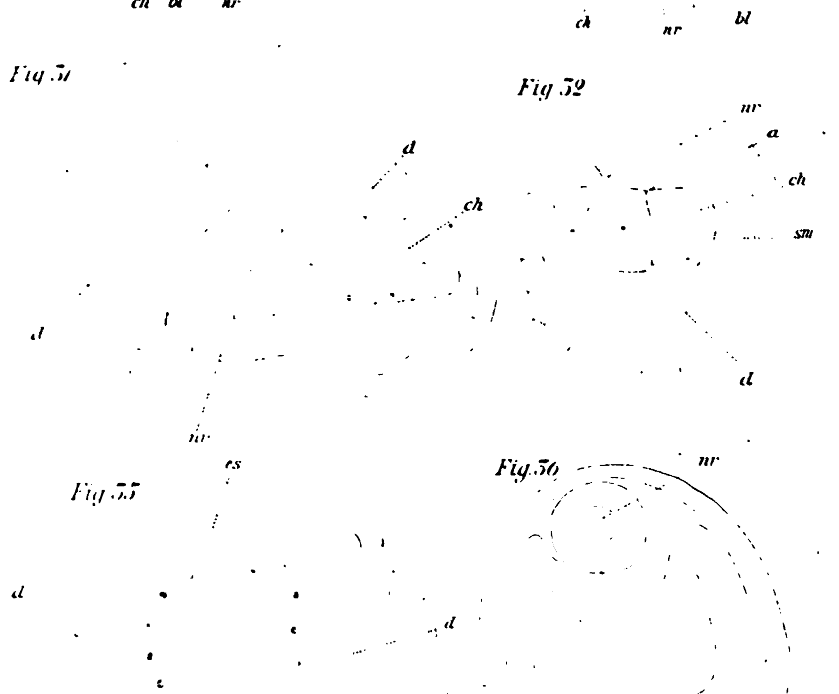
nr

ch

sm

d


Fig. 28
ec
en
ch
bl
nr
d
ch
nr
bl


Fig. 31
Fig. 32
nr
a
d
ch
ch
sm
d
d
nr

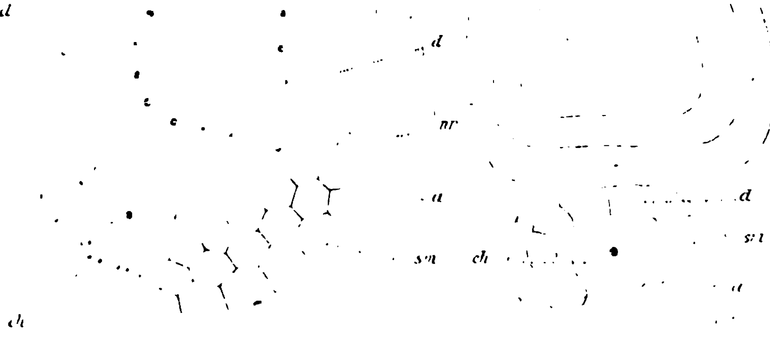

Fig. 35
Fig. 36
es
nr
d
d
nr
a
d
sm
ch
sm
a
ch

Fig. 37

es d nr ch d

Fig. 38

sm d sb o a ch mz nr

Fig. 41

sb kd es hp sm ch

Fig. 42

sb fg sm

Fig. 43

nr A a B C D

Fig. 44

o sb oc fg nr hp ch m ed hs es

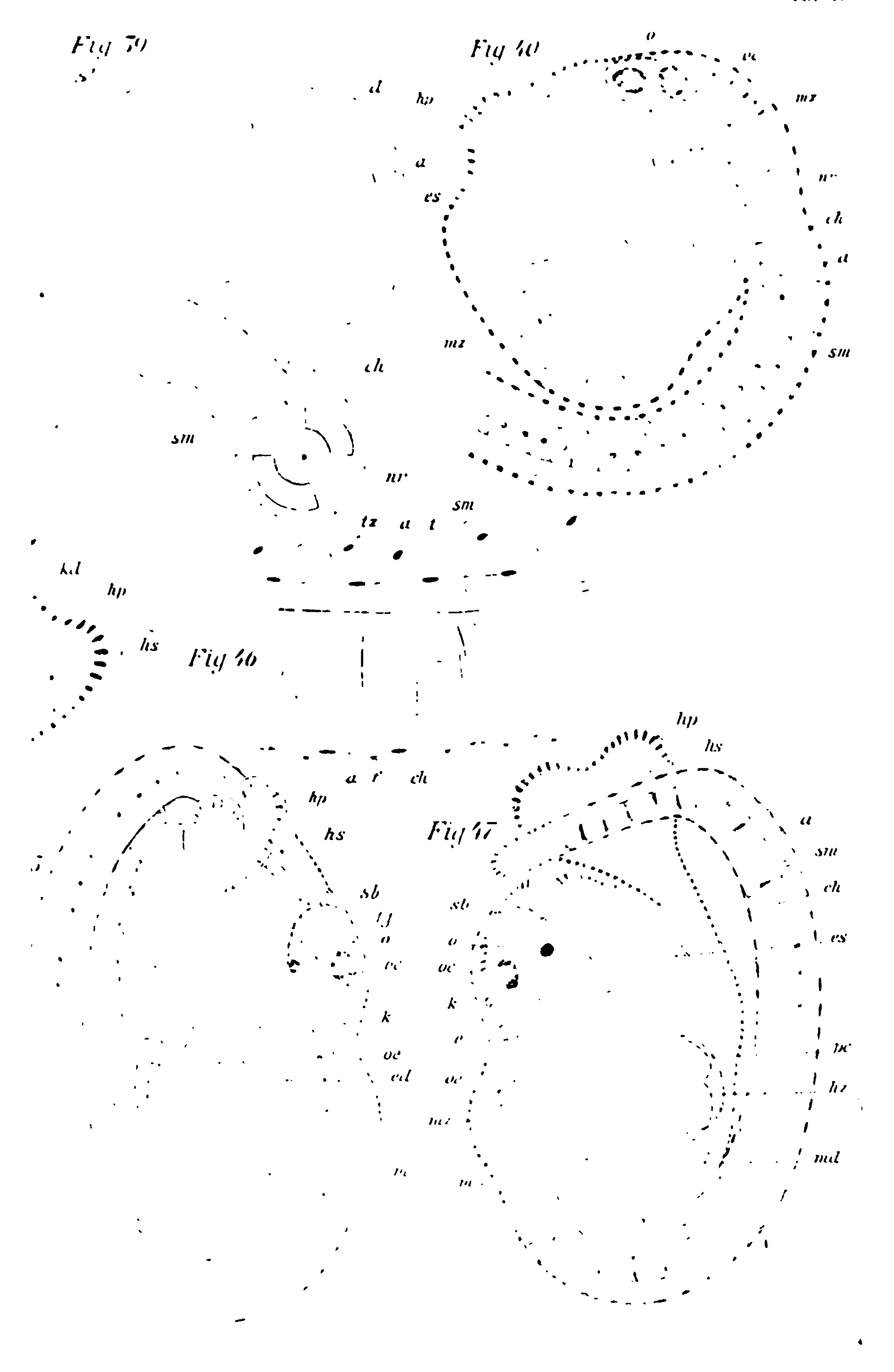

Fig 39
Fig 40
Fig 46
Fig 47

Fig. 11.

d

a

c

f

b

d

Fig. 8.

a

b

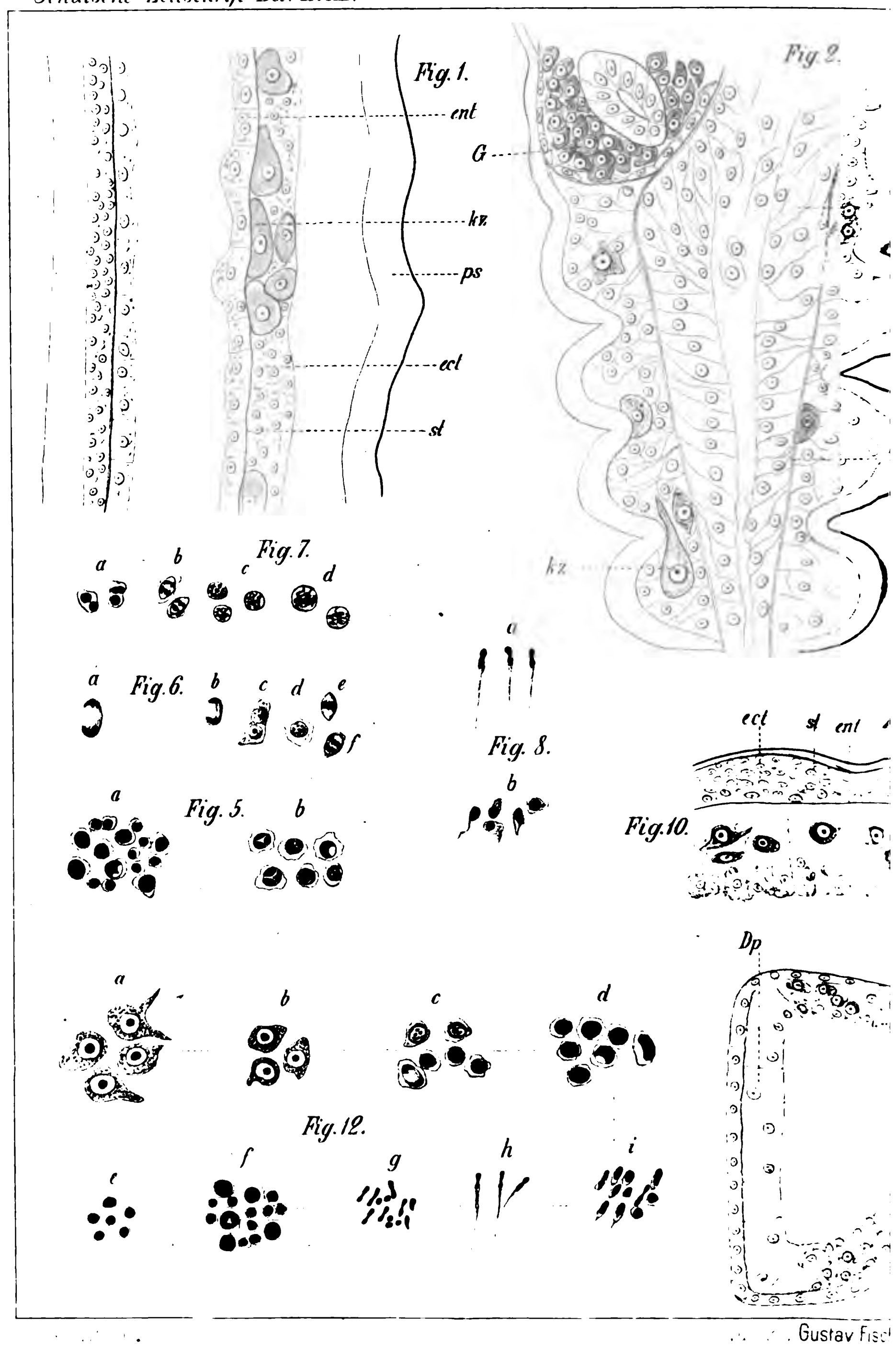
m

c

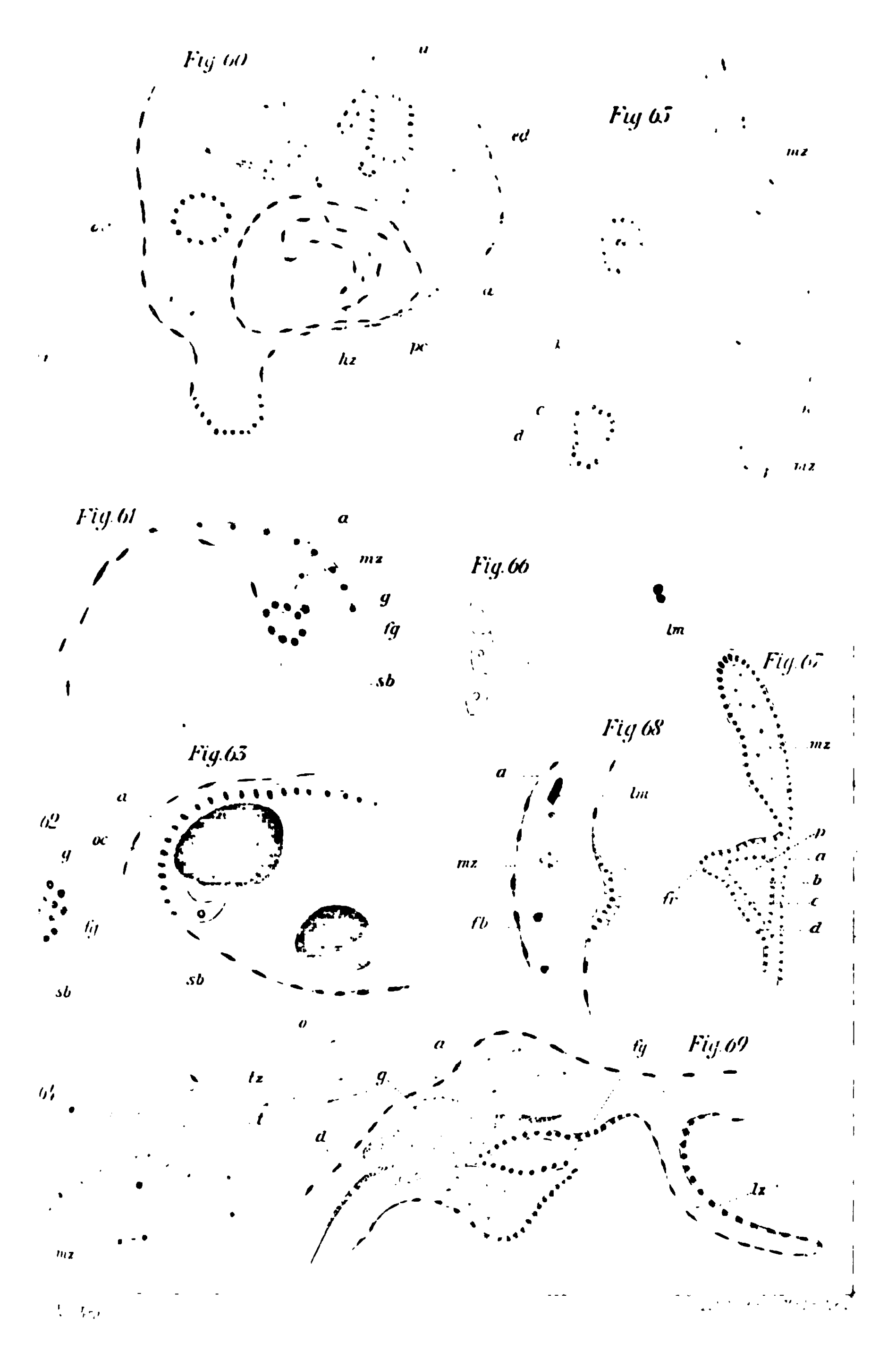
Fig. 12.

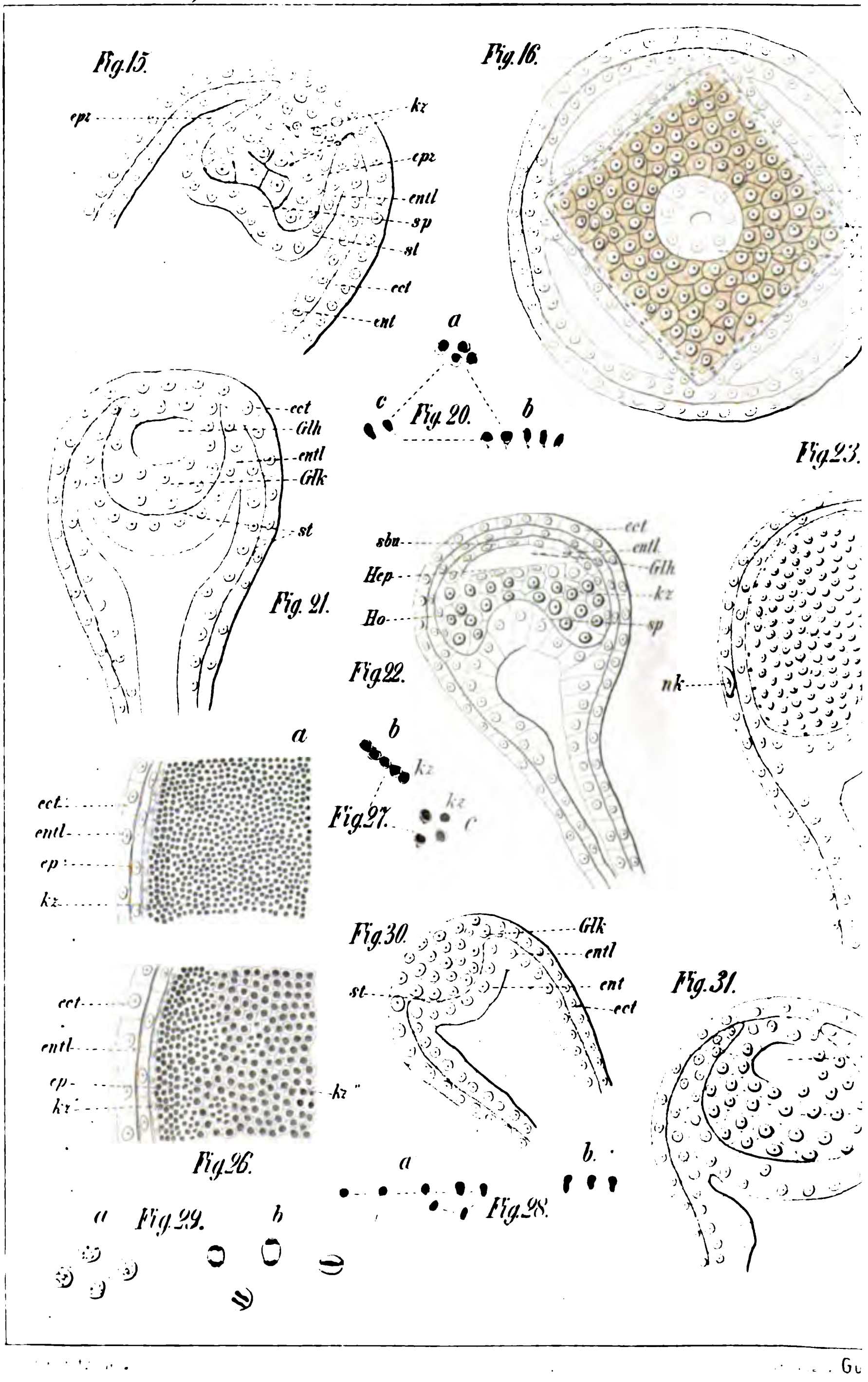
b

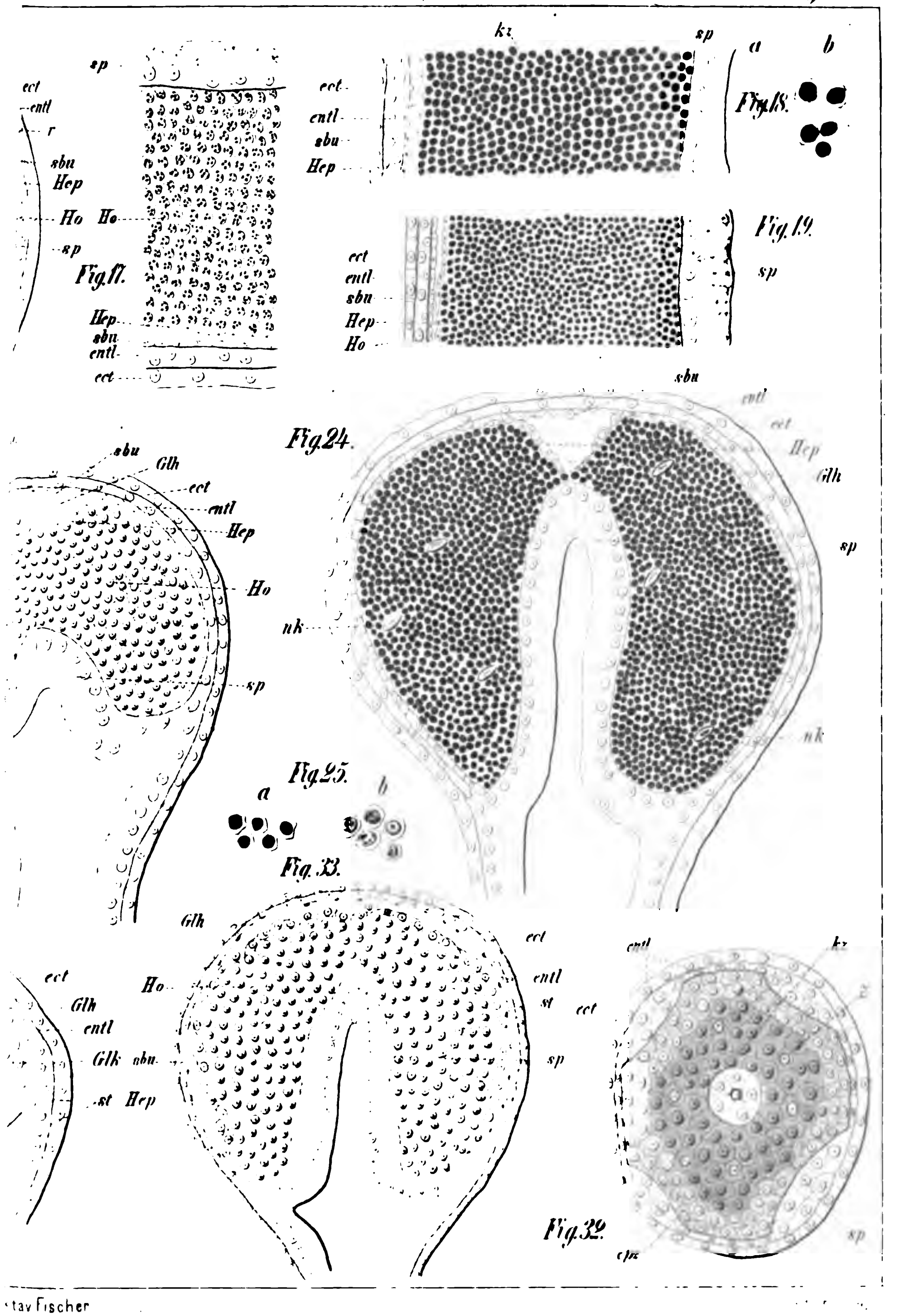
a


Fig. 1.
ent
G
kz
ps
ect
st
Fig. 2.
Fig. 7.
a
b
c
d
Fig. 6.
e
f
Fig. 8.
Fig. 5.
Fig. 10.
ent
Dp
Fig. 12.
g
h
i

Gustav Fisc


Fig. 60
Fig. 65
Fig. 61
Fig. 66
Fig. 67
Fig. 68
Fig. 63
Fig. 69
hz
pc
mz
g
fg
sb
lm
a
b
c
d
oc
fb
lz


Fig. 15.
epz
kz
epz
entl
sp
st
ect
ent
Fig. 16.
a
c
Fig. 20.
b
Fig. 23.
ect
Glh
entl
Glk
st
Fig. 21.
sbu
ect
entl
Glh
Hep
kz
Ho
sp
Fig. 22.
nk
a
b
kz
Fig. 27.
kz
c
ect
entl
ep
kz
ect
entl
ep
kz
kz "
Fig. 26.
Fig. 30.
Glk
entl
st
ent
ect
Fig. 31.
a
b.
Fig. 28.
a
Fig. 29.
b


Fig. 17.
sp
ect
entl
r
sbn
Hep
Ho
Ho
sp
Hep
sbn
entl
ect
Fig. 18.
kz
sp
a
b
ect
entl
sbu
Hep
Fig. 19.
ect
entl
sbn
Hep
Ho
sp
Fig. 24.
sbn
entl
ect
Hep
Glh
sp
nk
nk
sbn
Glh
ect
entl
Hep
Ho
sp
Fig. 25.
a
b
Fig. 33.
Glh
ect
Glh
entl
Glk
sbn
st
Hep
Ho
ect
entl
st
sp
ect
Fig. 32.
entl
kz
sp
cpz

tav Fischer

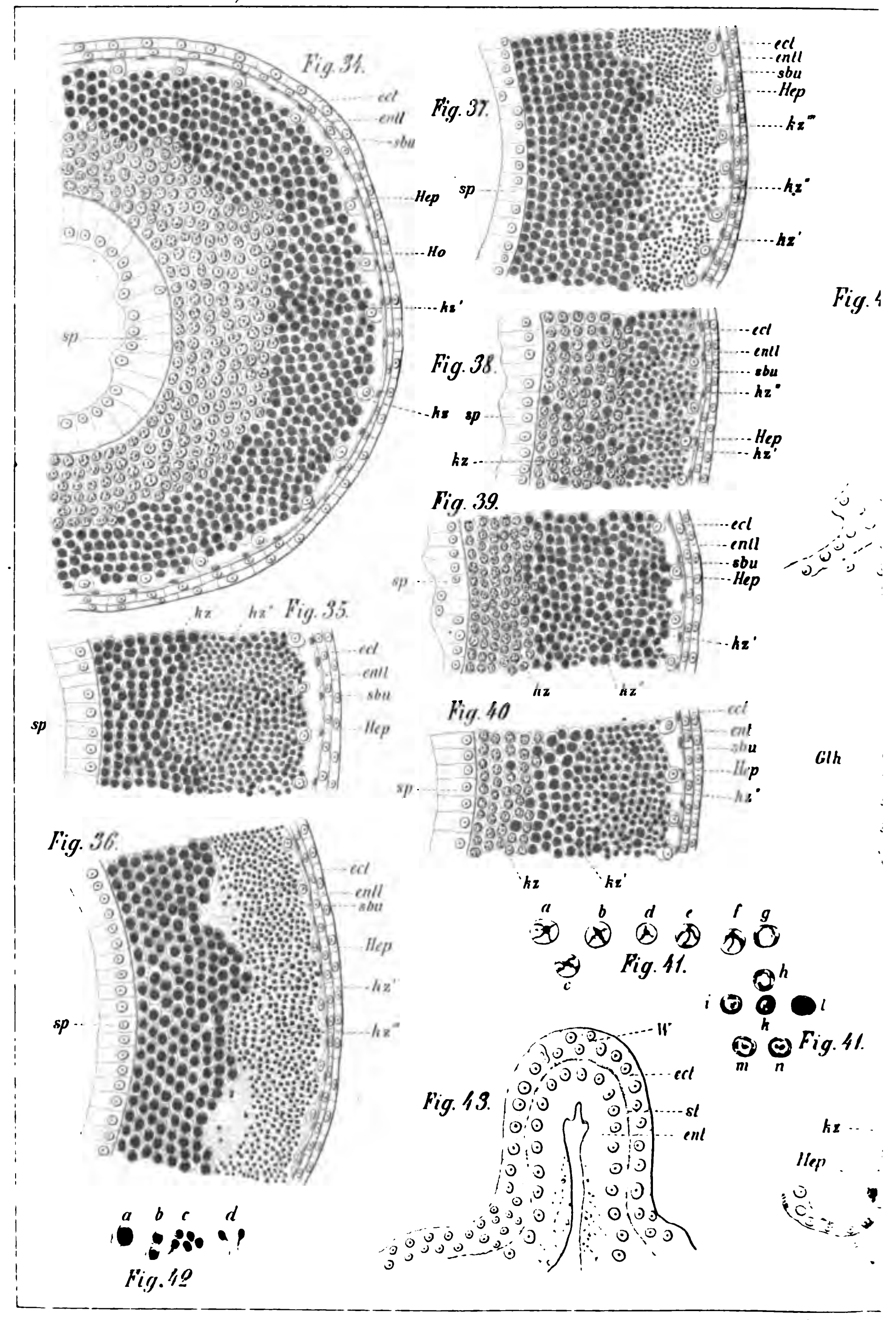


Fig. 34.
ect
entl
sbu
Hep
Ho
hz'
hz
sp
Fig. 35.
hz
hz'
sp
Fig. 36.
Fig. 37.
hz'''
hz''
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 41.
Fig. 42.
Fig. 43.
W
st
ent
Glh

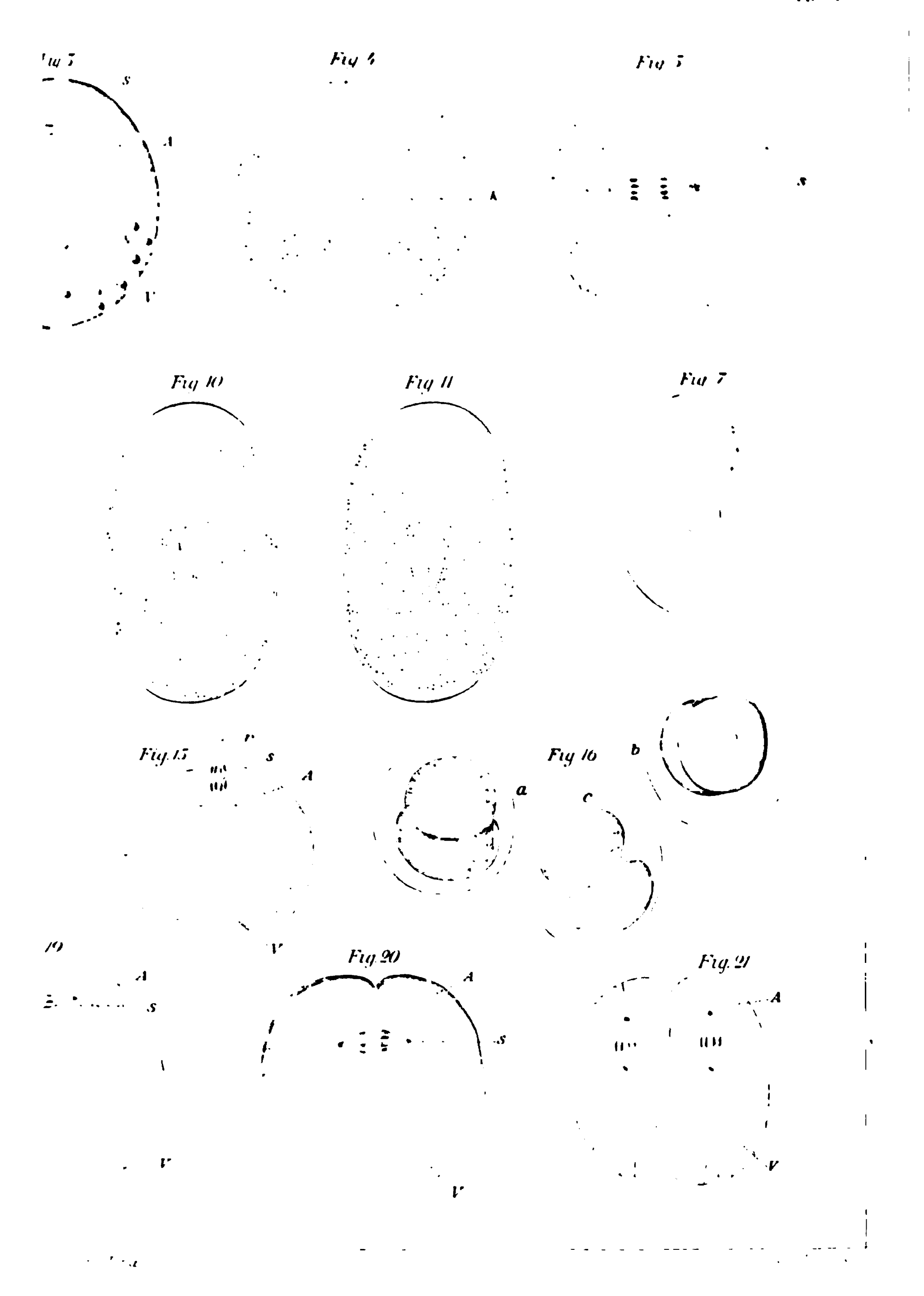


Fig 4
Fig 5
A
Fig 10
Fig 11
Fig 7
Fig 15
s
A
a
Fig 16
b
c
V
Fig 20
A
s
Fig 21
A
V

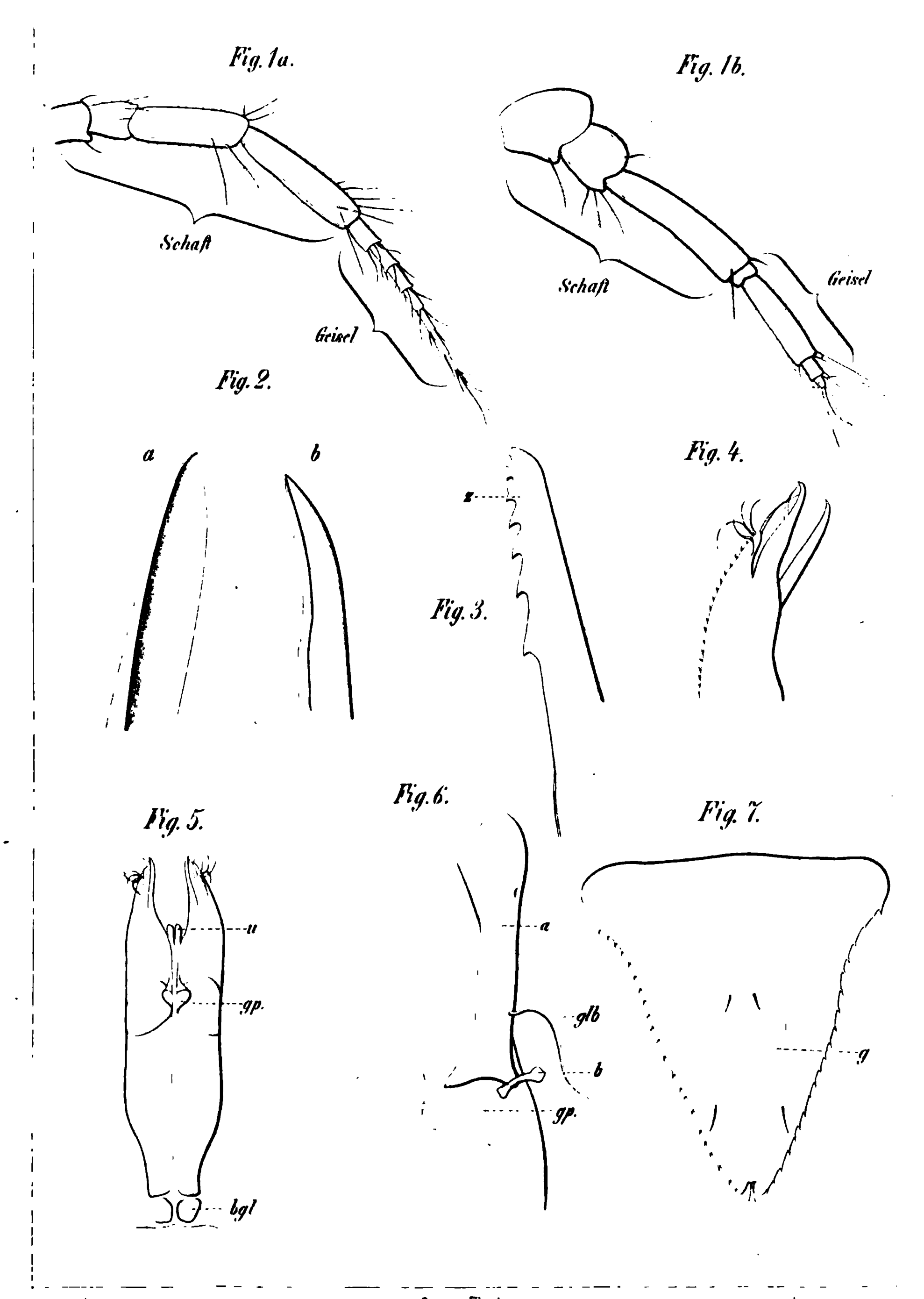
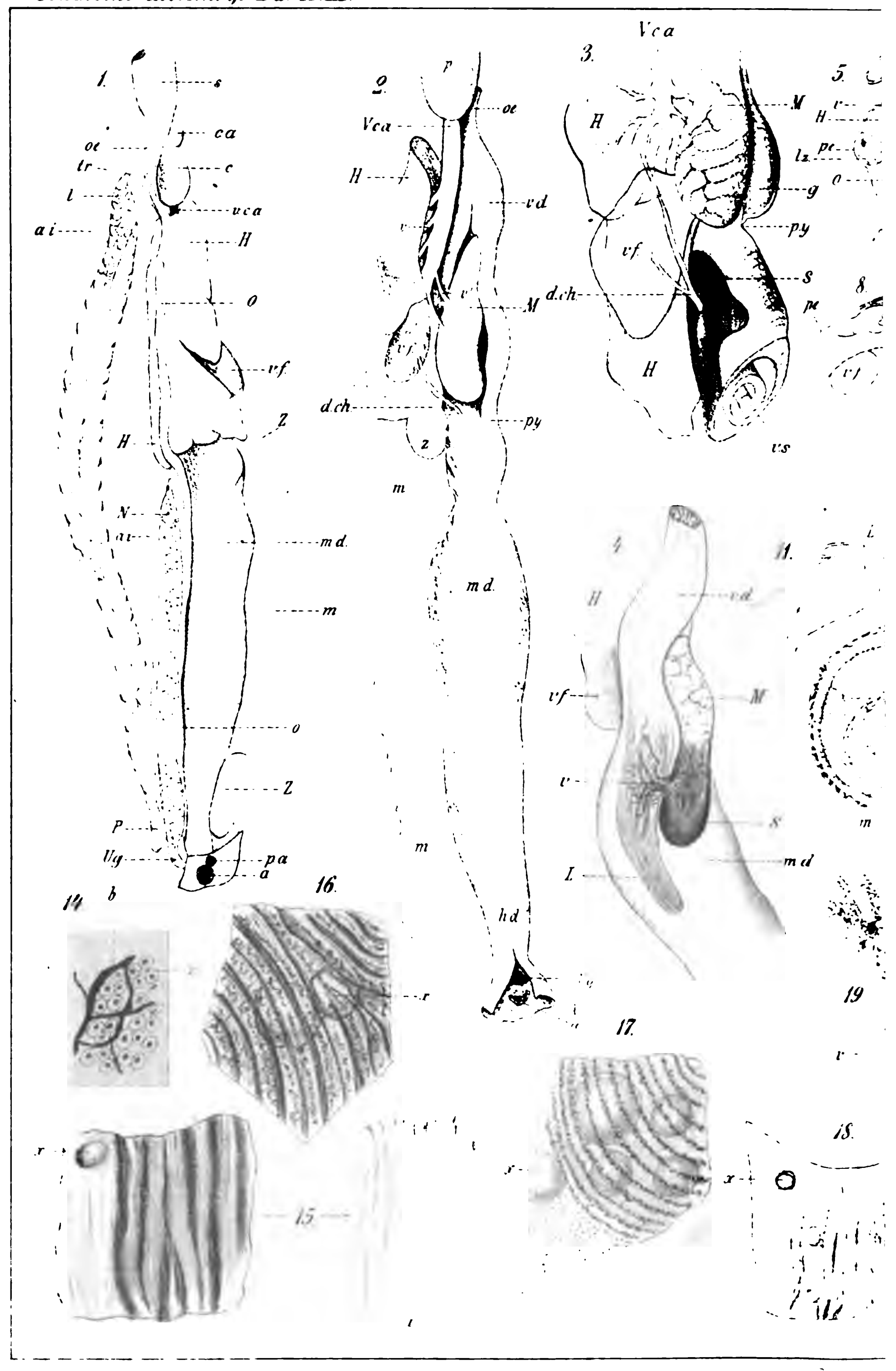
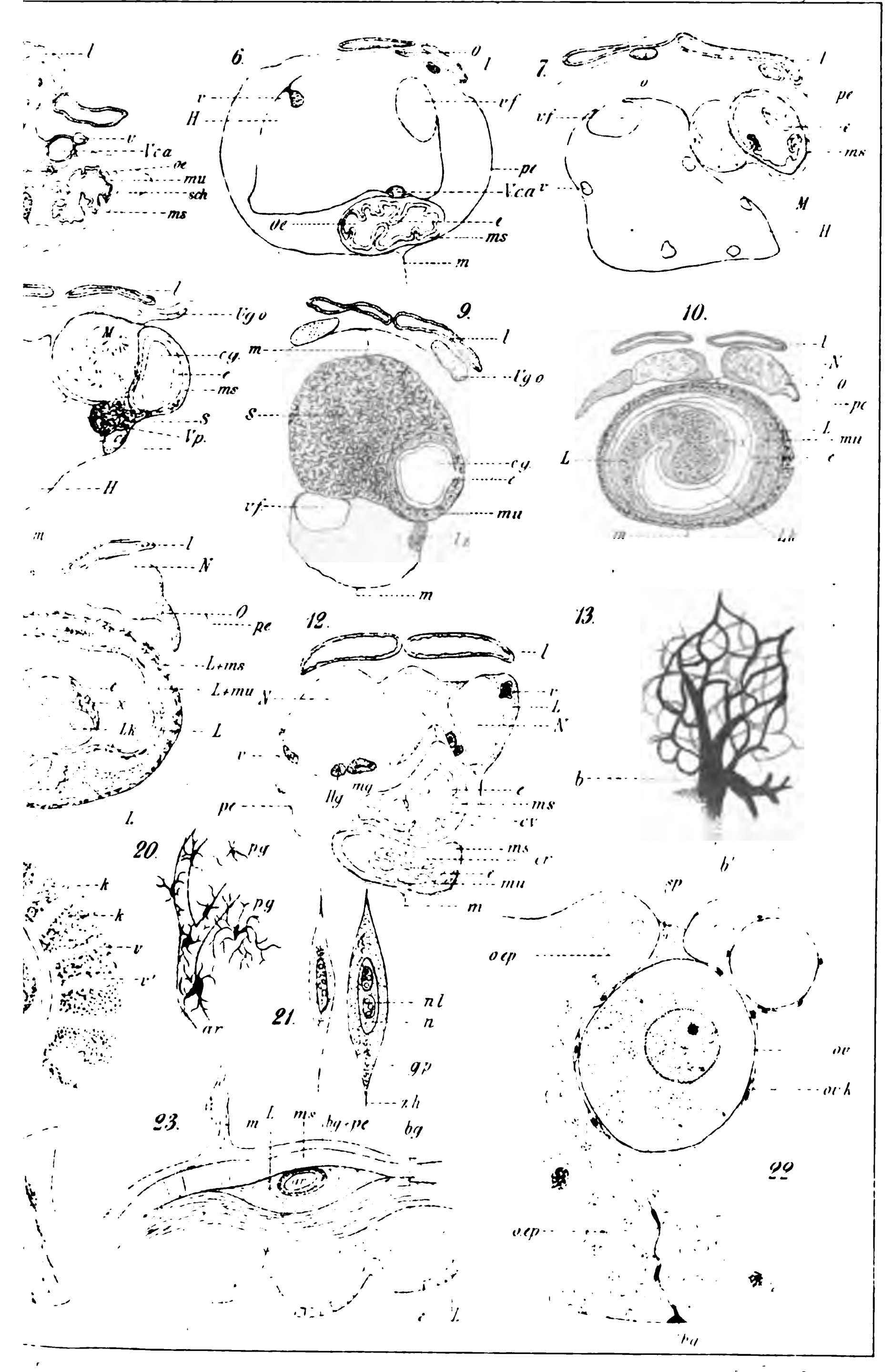
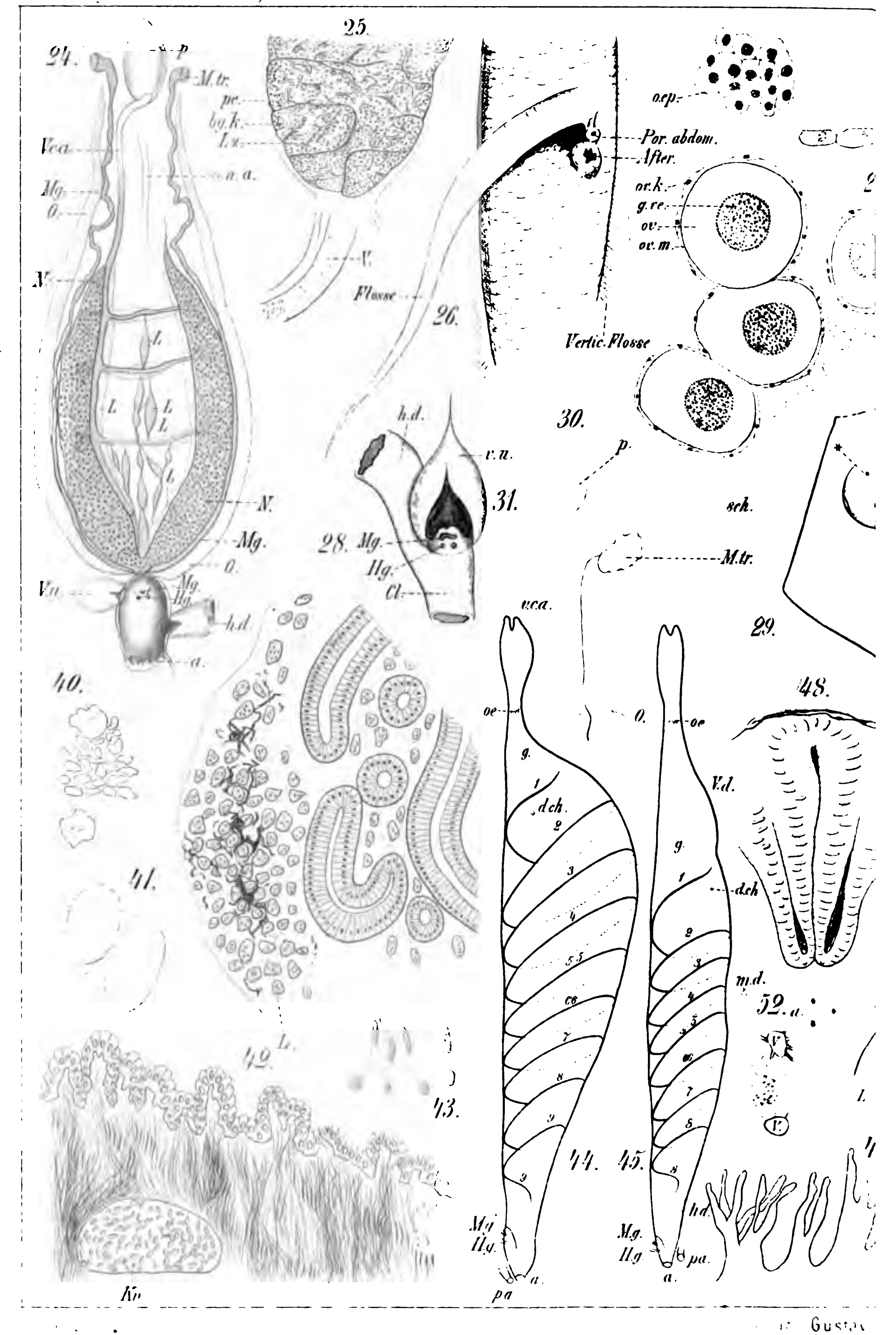
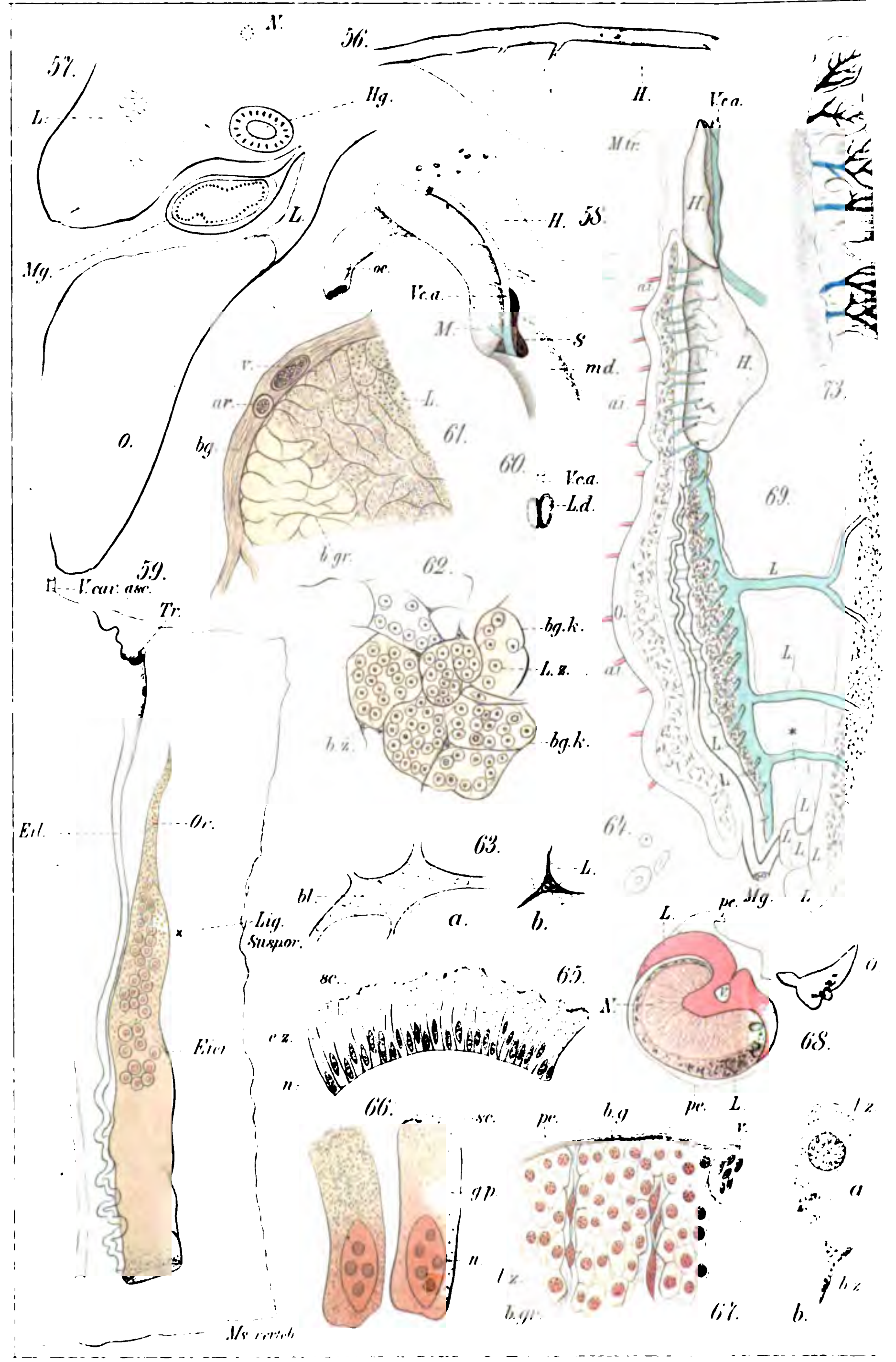


Fig. 1a.
Schaft
Geisel
Fig. 1b.
Schaft
Geisel
Fig. 2.
a
b
Fig. 3.
z
Fig. 4.
Fig. 5.
u
gp.
bgl
Fig. 6.
a
glb
b
gp.
Fig. 7.
g

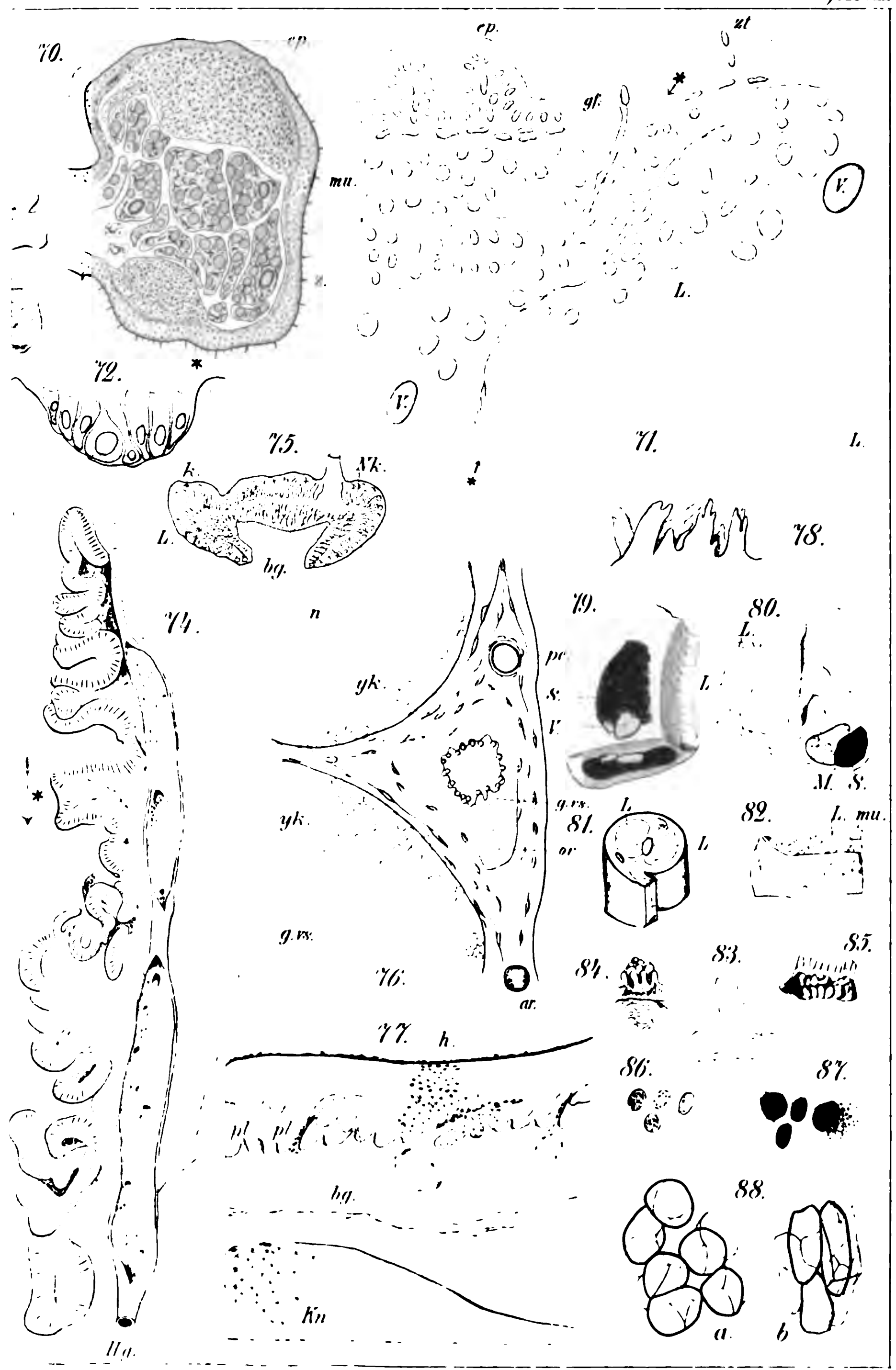

1.
2.
3.
5.
8.
11.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
s
ca
oe
c
tr
l
vca
ai
H
o
vf
Z
N
ai
md.
m
P
Ug
pa
a
b
p
Vca
oe
vd
M
d.ch
py
z
m
md
hd
r
Vca
M
g
py
vf
S
d.ch
H
vs
x

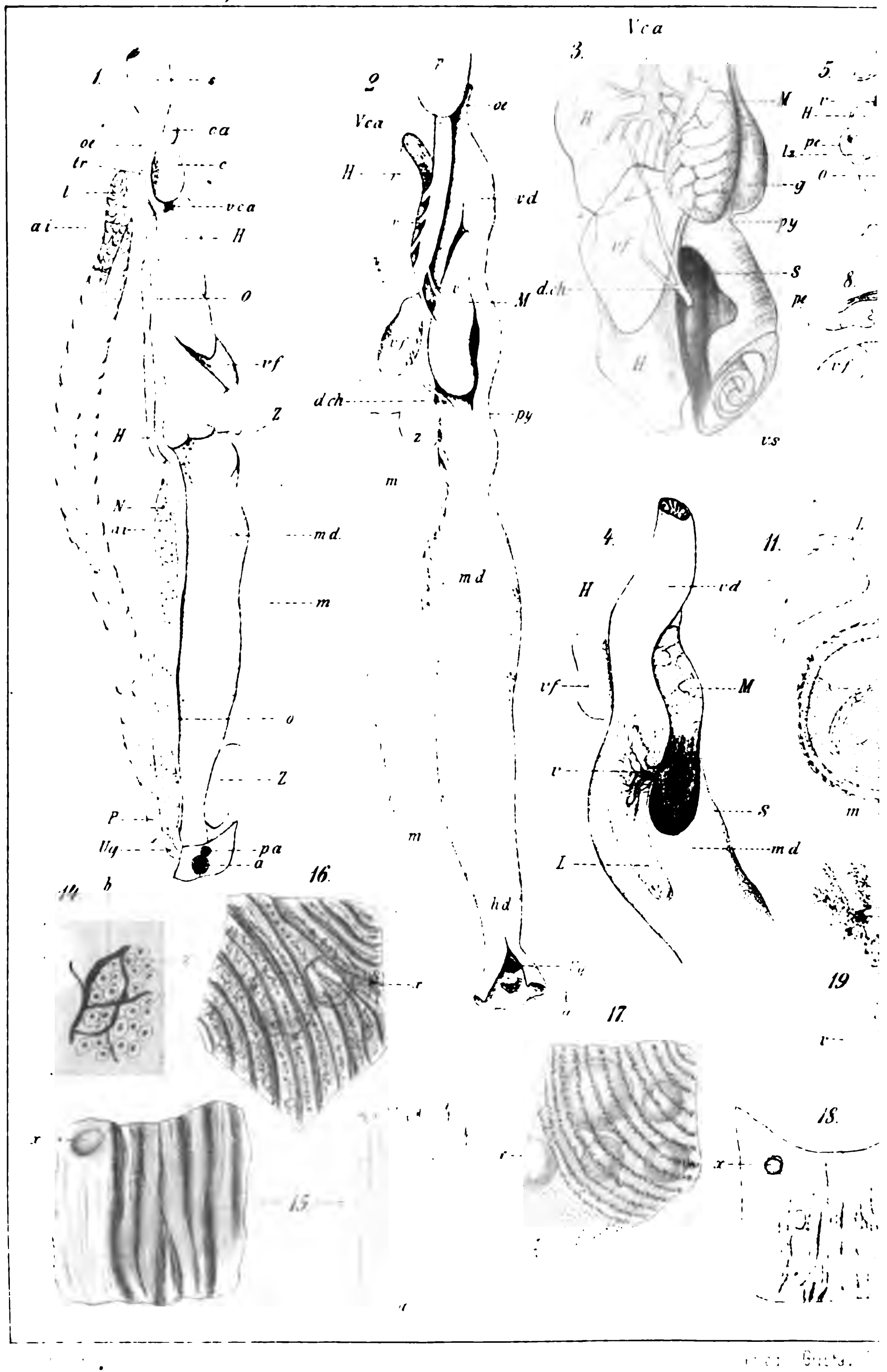

6.
7.
9.
10.
12.
13.
20.
21.
22.
23.


24.
p
M.tr.
Vca
Mg
O
N
L
N.
Mg.
O.
Va
Mg.
Hg.
h.d.
a.
a.a.
25.
pe.
V.
Flosse
26.
Por. abdom.
After.
Vertic. Flosse
o.ep.
ov.k.
g.re.
ov.
ov.m.
30.
p.
sch.
M.tr.
29.
h.d.
v.n.
31.
28.
Mg.
Hg.
Cl.
40.
41.
42.
43.
Kr
L.
v.c.a.
oe
g.
dch.
O.
V.d.
d.ch
44.
45.
Mg.
Hg.
a.
pa
pa.
hd.
48.
m.d.
52.



56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
73.
Hg.
Mg.
O.
Vca.
Ld.
bg.k.
L.z.
Lig. Suspor.
Eier
Ms vertob


70.
ep.
mu.
71.
ep.
zt
gf.
V.
L.
72.
75.
k.
Nk.
L.
bg.
74.
n
76.
yk.
pc
s.
V.
g.vs.
or
ar.
78.
79.
L
80.
L.
M. S.
81.
82.
L. mu.
83.
84.
85.
77.
h.
pl
bg.
Kn
86.
87.
88.
a.
b.
Hg.


1.
ca
oe
c
tr
l
vca
ai
H
o
vf
Z
H
N
md.
m
o
Z
P
pa
a
2.
Vca
oe
H
r
vd
M
dch
py
z
m
md
m
hd
3.
Vca
M
g
py
s
d.ch
vs
5.
pe
g
o
8.
pe
4.
H
vd
vf
M
v
s
L
md
11.
m
19
14
16.
r
15.
17.
18.
x
r

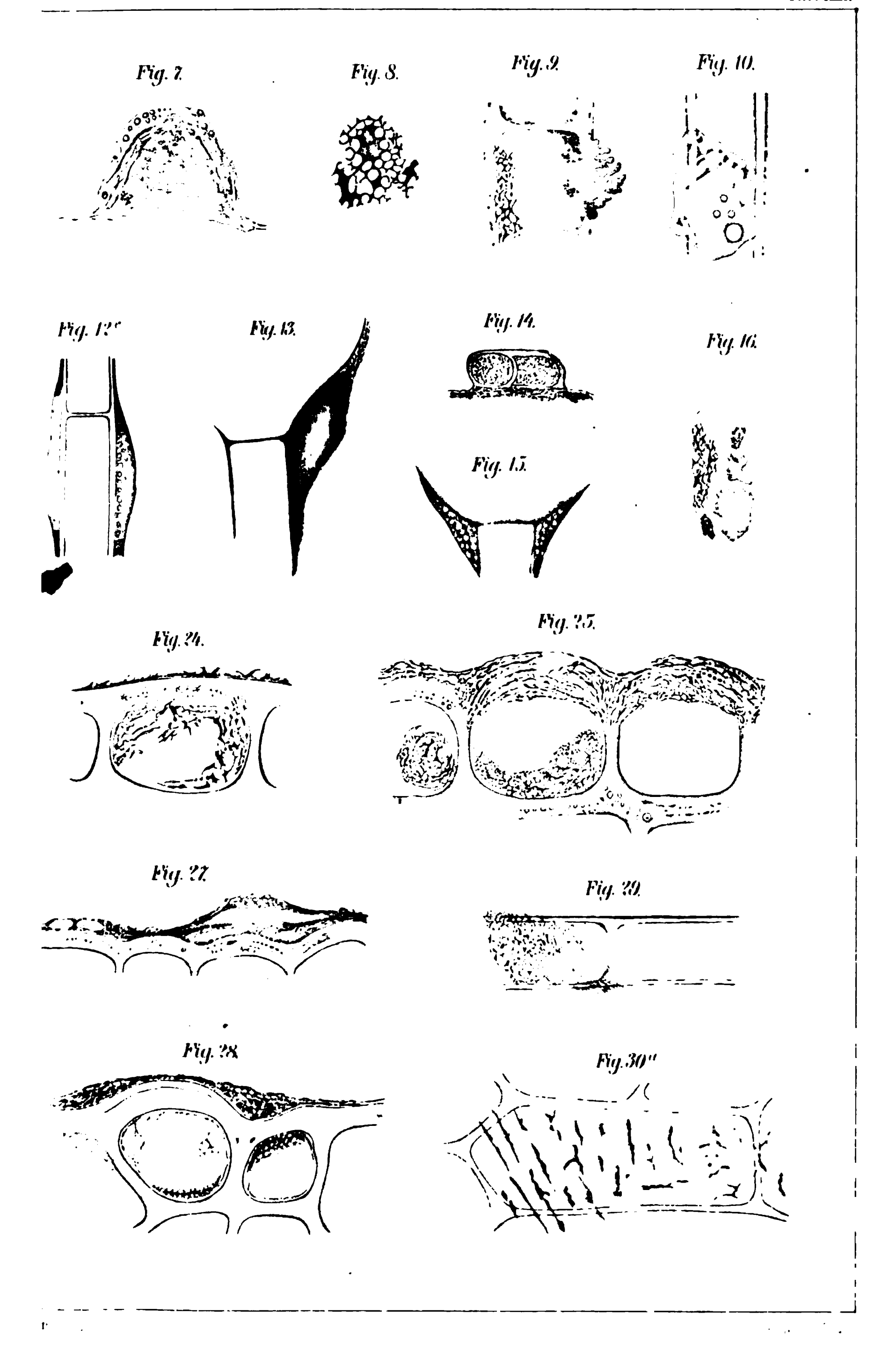
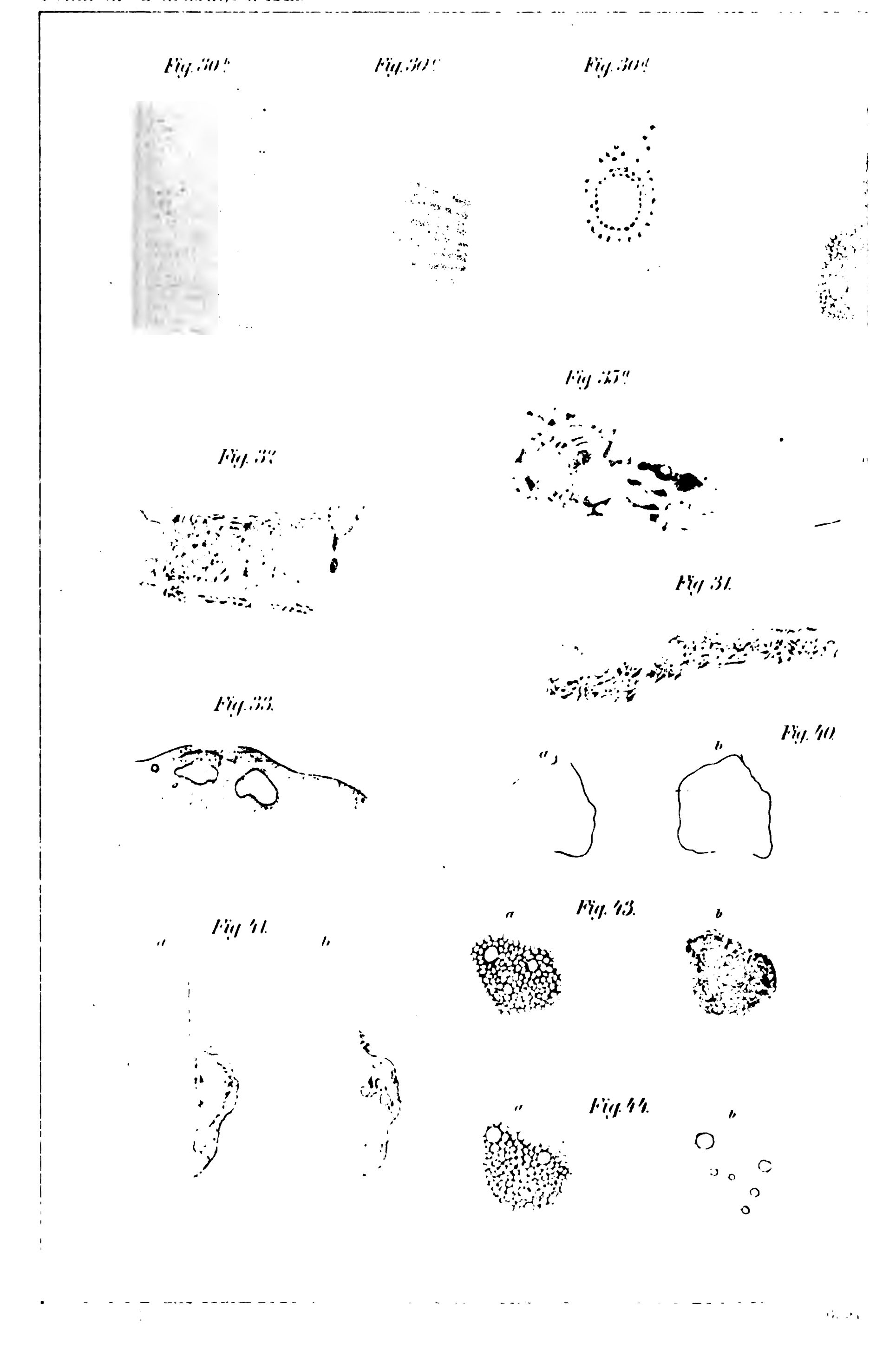
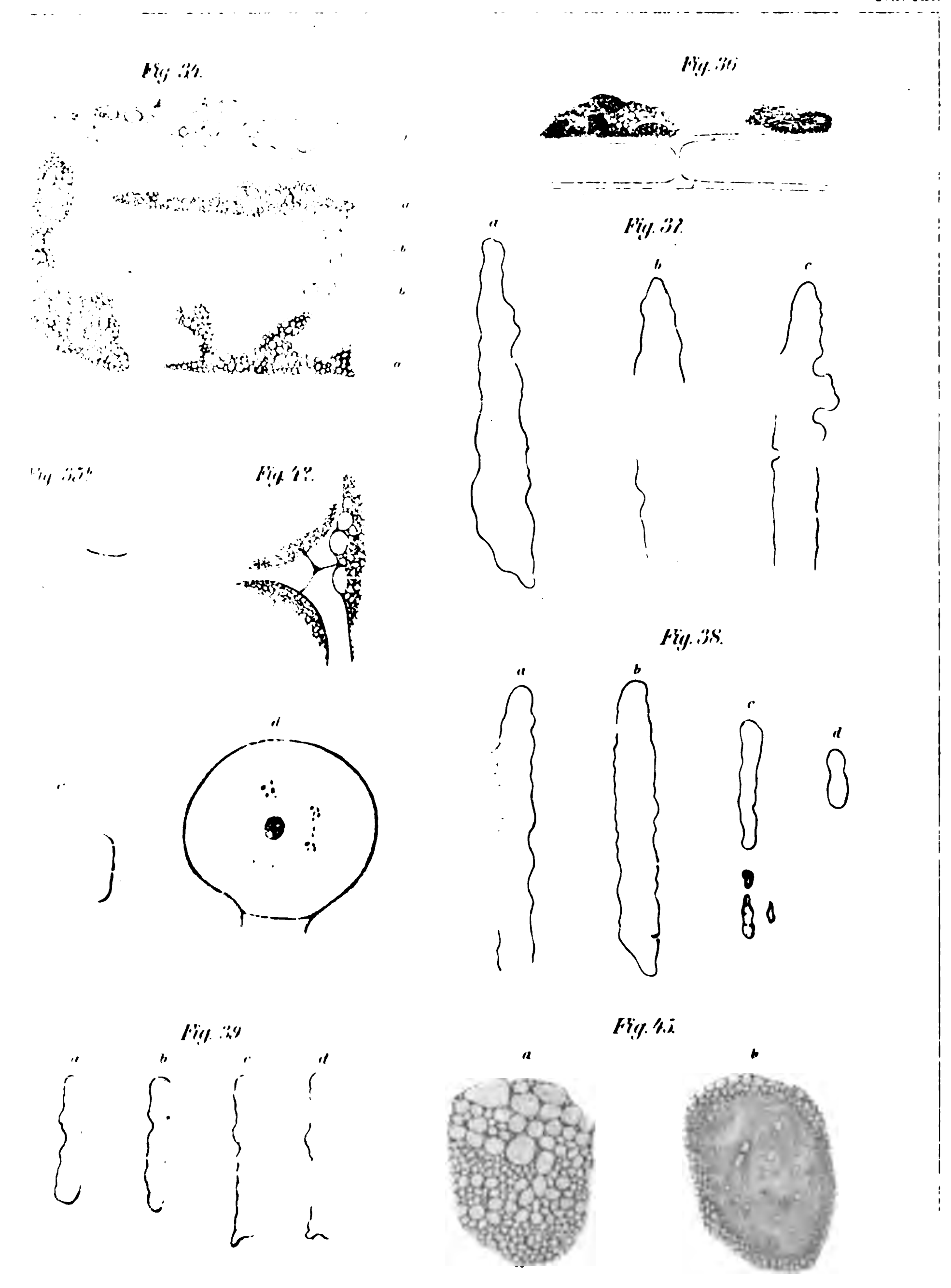
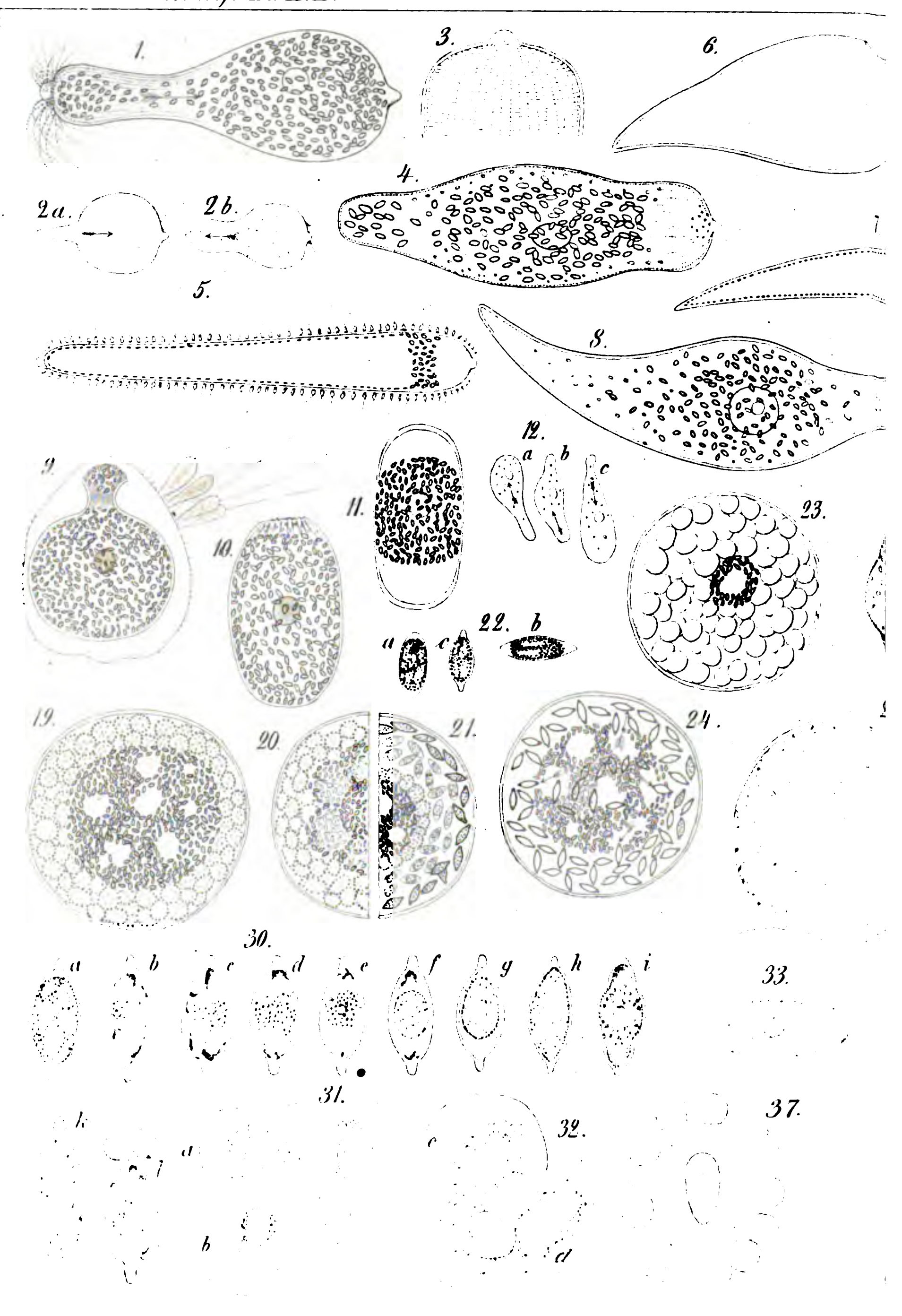


Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 27.
Fig. 29.
Fig. 28.
Fig. 30a


Fig. 30b
Fig. 30c
Fig. 30d
Fig. 35a
Fig. 32
Fig. 31.
Fig. 33.
Fig. 40.
a
b
Fig. 43.
a
b
Fig. 41.
a
b
Fig. 44.
a
b

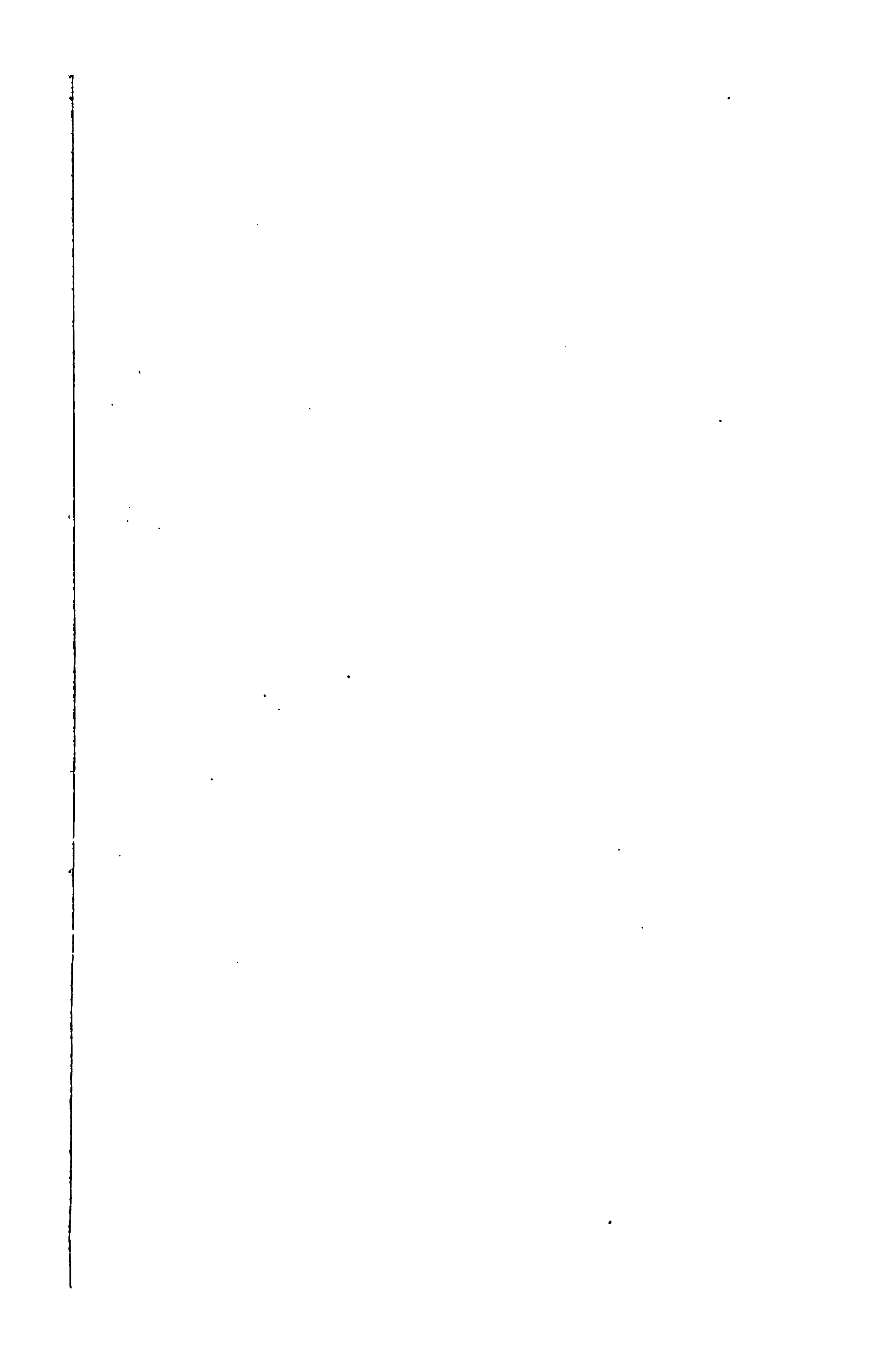

Fig. 34.
Fig. 36
Fig. 37.
Fig. 42.
Fig. 38.
Fig. 39
Fig. 45.

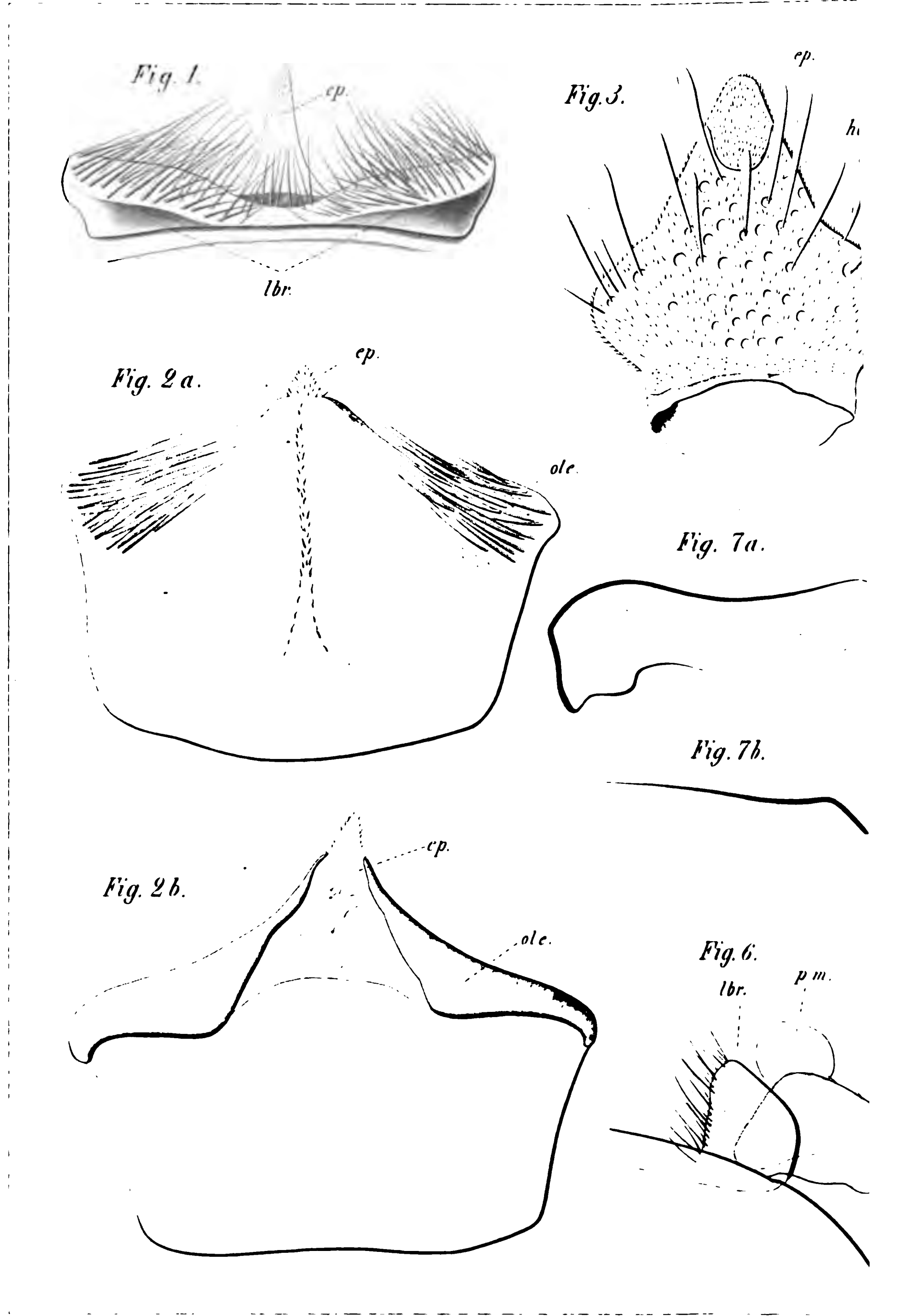


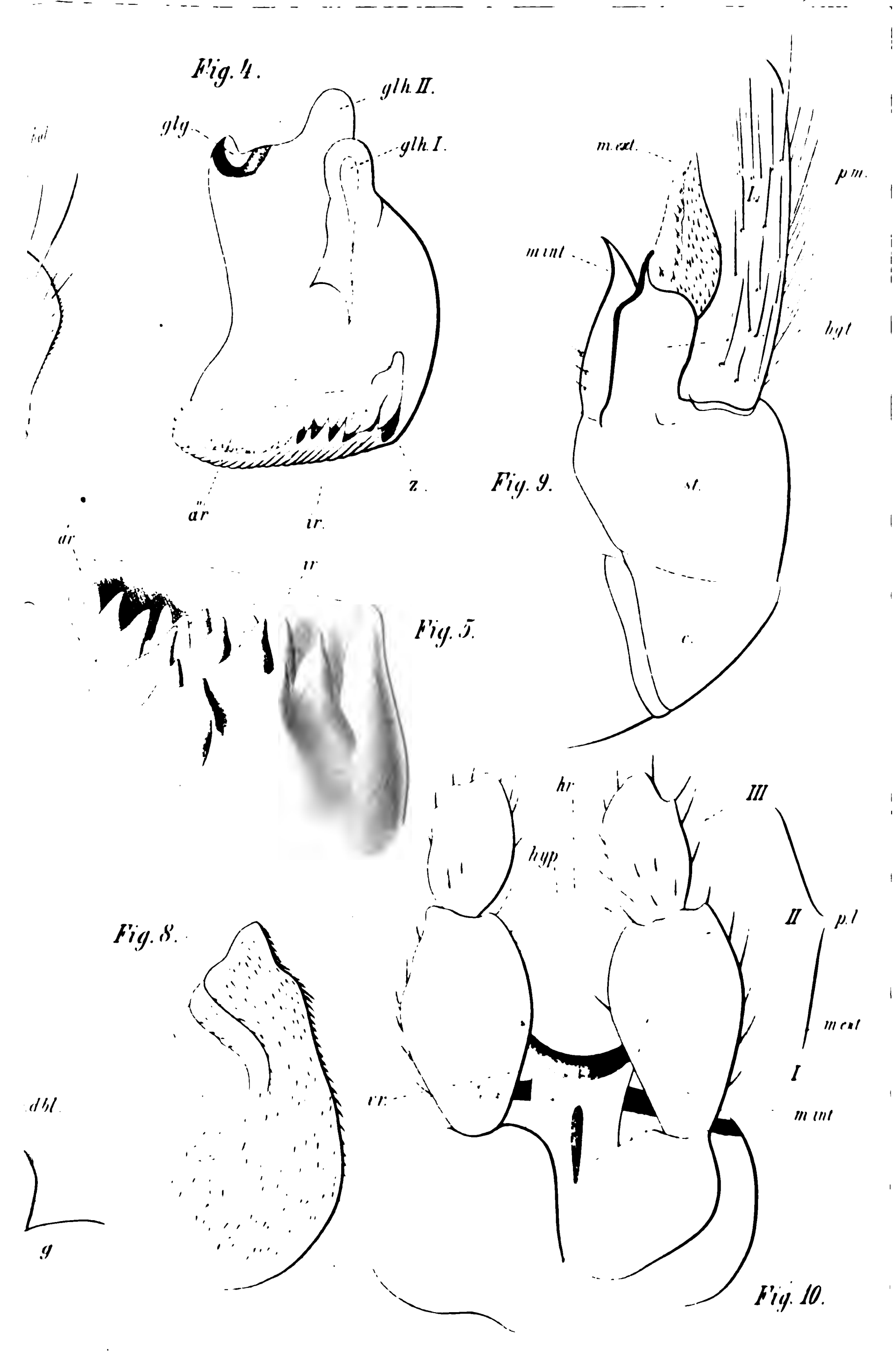
1.
2a.
2b.
3.
4.
5.
6.
8.
9.
10.
11.
12.
a
b
c
19.
20.
21.
22.
23.
24.
30.
31.
32.
33.
37.



her




Fig. 1.
ep.
lbr.
Fig. 3.
ep.
Fig. 2 a.
ep.
ole.
Fig. 7 a.
Fig. 7 b.
Fig. 2 b.
ep.
ole.
Fig. 6.
lbr.
pm.


Fig. 4.
glh. II.
glg.
glh. I.
ar
ir.
z.
ar
ir
Fig. 5.
Fig. 9.
m. ext.
pm.
m int
bgl
st.
c.
Fig. 8.
hr
hyp
III
II
p. l
m ext
I
m int
vr.
Fig. 10.

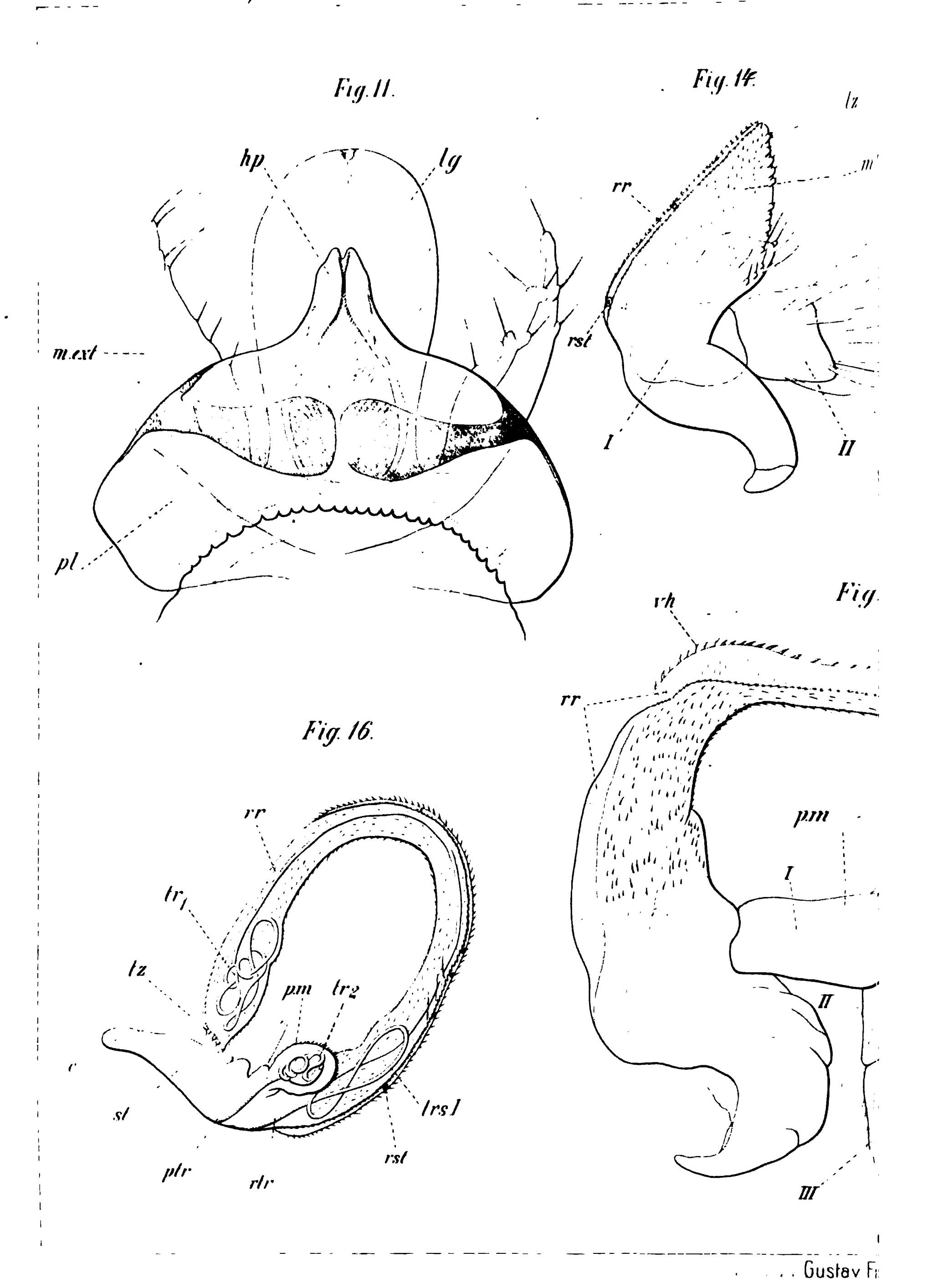


Fig. 11.
hp
lg
m.ext
pl
Fig. 14.
rr
rst
I
II
Fig.
vh
rr
pm
I
II
III
Fig. 16.
rr
tr1
tz
pm
tr2
st
ptr
rtr
rst
trs1

